ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 19 1969 NUMÉRO 4
TRIMESTRIEL

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE
Chaire d'Agriculture
GRIGNON

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AAP19.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. Tél. : INV. 41-09.

Directeur général : J. BUSTARRET

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. BUSTARRET

Annales agronomiques.

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
— S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Annales de Phytopathologie.

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

Annales de Zootechnie.

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

— M. FLANZY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

— A. FRANÇOIS, Chef du Département de Recherches de Nutrition.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Directeur de la Station d'Amélioration des Arbres forestiers, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54 - Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— J. POLY, Chef du Département de Génétique animale.

Apidologie (Revue franco-allemande, coédition I. N. R. A. — Deutscher Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91 - Bures-sur-Yvette.

Recherches d'Économie et de Sociologie rurales.

— D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

Recherches vétérinaires.

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Recherches d'Hydrobiologie continentale.

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.
— R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie continentale, 64 - Biarritz.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SERVICE DES PUBLICATIONS

Route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES (France) — Tél. 950-75-22

Votre abonnement 1969 se termine avec ce numéro.

Afin d'éviter toute interruption dans le service des Annales, il serait souhaitable que votre renouvellement 1970 soit effectué le plus rapidement possible (1).

Les demandes d'abonnement doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78-VERSAILLES (France).

(C.C.P. : Régisseur des Publications–Paris 9064-43).

Ils peuvent également être souscrits par l'intermédiaire des Librairies.

Tarif des abonnements 1970 aux différentes séries d'Annales de l'Institut national de la Recherche agronomique

	France	Étranger
	F	F
Annales agronomiques	125	135
Annales de l'Amélioration des plantes	100	110
Annales de Zoologie - Écologie animale	100	110
Annales de Phytopathologie	100	110
Annales de Zootechnie	100	110
Annales de Technologie agricole	100	110
Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique	100	110
Annales de Génétique animale	100	110
Annales des Sciences forestières	75	80
Apidologie	30	35 (sauf R.F.A.)

(1) Si ce renouvellement a déjà été demandé, vous voudrez bien considérer que cette note ne vous concerne pas.

Imp. Bussière — Saint-Amand (Cher) 1495-12-69.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 19 1969 NUMÉRO 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle-Paris-7e

Ann. Amélior. Plantes, 1969, **19** (4), 363-389.

L'AMÉLIORATION DU CHANVRE PAPETIER EN FRANCE

ÉTUDE ET SÉLECTION DE LA MONŒCIE, PRODUCTION D'HYBRIDES ENTRE FORMES DIOÏQUES ET MONOÏQUES

M. ARNOUX, G. MATHIEU [1] et J. CASTIAUX
avec la collaboration technique de H. BLAYAC [1], L. CLAPARÈDE et S. MEYNIE

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Montpellier
École nationale supérieure agronomique de Montpellier
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'amélioration du chanvre, en France, pose tout d'abord le problème de la sexualité. Le chanvre traditionnel est en effet dioïque et présente une proportion sensiblement égale de plantes mâles et femelles : il fournit de ce fait une matière première hétérogène convenant mal à l'industrie du papier. Les recherches entreprises en vue d'obtenir des cultivars composés de plantes de même type sexuel et produisant ainsi des tiges de qualité uniforme, ont eu pour objet, dans une première étape, la sélection et le maintien d'un état monoïque au phénotype satisfaisant. Les difficultés rencontrées dans cette entreprise ont conduit à étudier la production d'hybrides à plantes femelles prépondérantes, résultant du croisement entre formes dioïques et monoïques. Ce mémoire rapporte l'essentiel des travaux réalisés successivement dans ces deux voies, ainsi que les principaux résultats qu'ils ont permis d'acquérir.

INTRODUCTION

Après avoir été l'un des principaux textiles mondiaux fournisseur aussi bien d'articles fins que grossiers, le chanvre (*Cannabis sativa* L.) a perdu régulièrement de son importance depuis la fin du XVIII[e] siècle. Concurrencé tout d'abord par diverses fibres d'outre-mer — coton, jute, sisal — placées dans des conditions de production particulièrement favorables à plusieurs points de vue, il est de nos jours supplanté par les fibres de synthèse. Il est vrai que l'extraction des fibres par rouissage bacté-

[1] Ingénieur et Technicien de la Fédération nationale des Producteurs de Chanvre détachés à la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier.

riologique, opération exigeante en main-d'œuvre, empirique et rebutante, réalisée autrefois à la ferme mais aujourd'hui périmée, n'a pas trouvé de solution industrielle économiquement satisfaisante. Son remplacement par une extraction entièrement mécanique, résultant du broyage et du teillage répétés des tiges, a permis l'emploi des déchets du bois pour la fabrication de panneaux pressés et, dans certains cas, le battage et la commercialisation des graines. Mais ce procédé incontestablement plus compétitif, diminue la qualité des filasses au profit de la quantité produite et les débouchés sont ainsi limités à des usages de plus en plus restreints.

Aussi, en Europe occidentale, seules l'Italie et la France, la première sur quelques milliers d'hectares et la seconde sur quelques centaines seulement, cultivent encore le dernier chanvre textile. Dans l'Europe de l'Est les superficies sont plus étendues : elles couvrent au total 350 000 hectares environ dont 250 000 sont situés en U. R. S. S. ; mais elles sont en fait relativement très modestes et diminueront sans aucun doute avec l'évolution de ces pays.

Depuis une dizaine d'années cependant, l'industrie papetière offre de nouvelles possibilités au chanvre, car ses tiges se sont révélées aptes à la fabrication de papiers fins et notamment de papiers à cigarettes. Étudiée dans divers pays, cette exploitation originale est maintenant pratiquée en Yougoslavie et surtout en France, où elle a été conçue sans doute pour la première fois, à la suite de recherches conduites dans différents domaines par l'École française de Papeterie, la Fédération nationale des Producteurs de Chanvre, puis, plus récemment, par l'I. N. R. A. et le Centre technique de l'Industrie des Papiers, sous l'égide de la D. G. R. S. T. Un nouvel essor a été ainsi donné à la chanvriculture française et 3 000 hectares environ sont actuellement ensemencés dans un but papetier, sans pour autant satisfaire la demande industrielle.

Ces modifications successives des techniques de transformation et des débouchés ont impliqué également des changements de méthodes culturales : il s'est alors avéré que le matériel végétal ancien convenait mal à ces modes d'exploitation modernes et que des types mieux adaptés aux exigences des nouvelles entreprises devaient être recherchés. Ce mémoire se propose de rapporter l'essentiel des travaux de sélection poursuivis dans ce but, depuis dix ans environ, par la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier, en étroite collaboration avec la Fédération nationale des Producteurs de Chanvre.

EXPOSÉ DU PROBLÈME

Le chanvre textile traditionnel est dioïque et comprend une proportion sensiblement égale de plantes mâles et femelles. Sa production normale, pour l'obtention de fibres de haute qualité, repose sur une coupe au stade floraison, immédiatement suivie d'un rouissage bactériologique des tiges fraîches. L'extraction mécanique des filasses, la recherche de la quantité aux dépens de la qualité, la nécessité dans certains cas de récolter les graines pour accroître le revenu, l'emploi papetier enfin et ses exigences, ont conduit séparément ou conjointement à récolter bien après la mise à fleur, au stade de la maturité. Il est apparu alors que les variétés dioïques conve-

naient mal, du fait de l'existence des deux sexes et tout spécialement de la présence de plantes mâles. Celles-ci, en effet, ne produisent pas de graines ; quoique plus riches en fibres, leurs tiges sont toujours d'un poids plus faible et leur productivité est finalement moindre que celle des plantes femelles. Enfin et surtout, si elles fleurissent en même temps, elles mûrissent beaucoup plus tôt que leurs partenaires et sont alors susceptibles d'être rouies sur pied ou attaquées par différents organismes parasites ou saprophytes. Finalement, la matière première produite n'étant plus les fibres mais les tiges, celles-ci ne présentent pas l'homogénéité et les qualités requises par l'industrie transformatrice.

Le problème consistait donc à supprimer ces individus mâles en vue d'obtenir des cultivars nouveaux, ne comprenant si possible qu'un seul type sexuel et capables de fournir ainsi des tiges de qualité uniforme. Dans une première étape, les recherches ont été orientées vers la monœcie que des chercheurs allemands, BREDEMANN, avant le dernier conflit mondial, puis Von SENGBUSCH et ses collaborateurs, avaient réussi à sélectionner au sein de certaines souches. Éliminant les différences résultant de l'existence de deux sexes et produisant une quantité de graines supérieure car toutes les plantes sont fructifères, la monœcie paraissait apte à assurer l'adaptation des variétés anciennes aux nouveaux débouchés industriels.

Grâce à l'emploi de méthodes qui seront décrites plus loin, les travaux entrepris sur trois souches allemandes introduites en France ont assez rapidement permis l'obtention de nombreuses familles relativement homogènes pour la plupart de leurs caractères végétatifs et d'un niveau élevé de production en tiges, fibres et graines. Toutes ces familles sont en général dépourvues de mâles ; elles possèdent à des degrés divers le caractère monoïque ; mais l'expression de ce caractère varie selon les individus, en fonction du nombre des fleurs mâles et femelles portées par chacun d'eux, et il n'a jamais été permis ni d'acquérir un phénotype sexuel homogène, ni de le conserver au fil des descendances. Il s'avère même très difficile de maintenir stable, d'une génération ou d'un milieu à l'autre, une fréquence relative élevée de l'état monoïque quel que soit son type d'expression. En d'autres termes l'amélioration et le maintien de la monoécie se sont révélés pratiquement impossibles à réaliser.

Les causes, d'ordre génétique et physiologique, en seront discutées ci-après. Mais il a fallu, en conséquence, envisager d'autres voies pour créer un matériel végétal adapté aux exigences de l'industrie, et en fonction des nouvelles données du problème, adapté aussi aux moyens du sélectionneur et du producteur de semences.

Une deuxième étape des recherches a prévu alors d'explorer les possibilités de production de types à plantes femelles prépondérantes. Utilisant certaines observations qui montrent que la génération F_1 résultant du croisement entre types dioïques et monoïques est composée d'une forte majorité de phénotypes femelles, un nouveau programme a été conçu et entrepris, qui se propose de produire régulièrement ces variétés hybrides originales.

Les principales difficultés et le problème le plus important rencontré dans l'amélioration actuelle du chanvre sont donc liés au déterminisme du sexe de cette espèce. L'homogénéité recherchée des qualités agronomiques et industrielles dépend en effet et tout d'abord de l'identité du phénotype sexuel des individus d'un cultivar donné : c'est pourquoi la sexualité et son expression seront l'objet essentiel de ce mémoire sur les recherches entreprises en vue d'obtenir de nouvelles variétés papetières de chanvre.

DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Les plantes mâles et femelles qui composent les variétés dioïques sauvages ou cultivées, se distinguent par le sexe des fleurs mais aussi, et d'une façon non moins évidente, par un ensemble de caractères sexuels secondaires nettement différents ; parmi ceux-ci, le port est le plus important. La plupart des chercheurs qui ont étudié la sexualité du Chanvre ont utilisé ce port comme base de classification des nombreuses formes résultant des diverses combinaisons possibles entre caractères morphologiques et sexuels. Ainsi, et malgré certaines divergences, GRISKO (1935), HOFFMANN (1947-1952), HUHNKE *et al.* (1950), Von SENGBUSCH (1952), distinguent six formes principales, réparties en deux séries :

1. *Les plantes à port femelle*

Celles-ci peuvent porter :

a) *des fleurs femelles* : c'est le cas des femelles dioïques (fig. 1), mais aussi de phénotypes rencontrés dans diverses descendances, issues notamment de parents monoïques.

b) *des fleurs femelles et des fleurs mâles*, dans un rapport très variable que Von SENGBUSCH utilise pour définir cinq classes supplémentaires ; il s'agit ici de plantes monoïques qui correspondent en particulier aux formes recherchées en sélection (fig. 2).

c) *des fleurs mâles seulement*. GRISKO et HOFFMANN qualifient ces individus, qui sont rares, de « mâles féminisés » tandis que Von SENGBUSCH les appelle « femelles masculinisées », en fonction de l'origine que chacun d'eux leur confère et qui sera exposée plus loin.

2. *Les plantes à port mâle*

Elles peuvent également porter :

a) *des fleurs mâles*. Elles représentent alors le type mâle dioïque (fig. 3). Mais GRISKO et HOFFMANN pensent que d'autres génotypes peuvent correspondre à ce phénotype, notamment lorsque celui-ci apparaît au sein de familles monoïques. Von SENGBUSCH au contraire rejette cette hypothèse et n'admet que le seul mâle vrai.

b) *des fleurs mâles et des fleurs femelles*, c'est-à-dire une autre forme de monœcie.

c) *des fleurs femelles* que HOFFMANN appelle des « femelles masculinisées ».

En fait, ces deux derniers types sont extrêmement rares et leur existence est très discutée. Elle est même niée par Von SENGBUSCH qui n'accepte finalement et sans restriction que, la première série des 3 formes à port femelle d'une part, le mâle sauvage d'autre part.

HIRATA (1924, 1929), SINOTO (1929), MACKAY (1939), YAMADA (1943), HOFFMANN (1947, 1952), MENZEL (1964), ont démontré, avec plus ou moins de certitude, que le sexe mâle possède une paire de chromosomes hétéromorphiques X et Y. Bien que WESTERGAARD (1958) et MENZEL pensent que ces hétérochromosomes n'ont pas été reconnus dans toutes les variétés, il est généralement admis qu'un mécanisme XX, XY contrôle le sexe des types dioïques diploïdes ($2n = 20$).

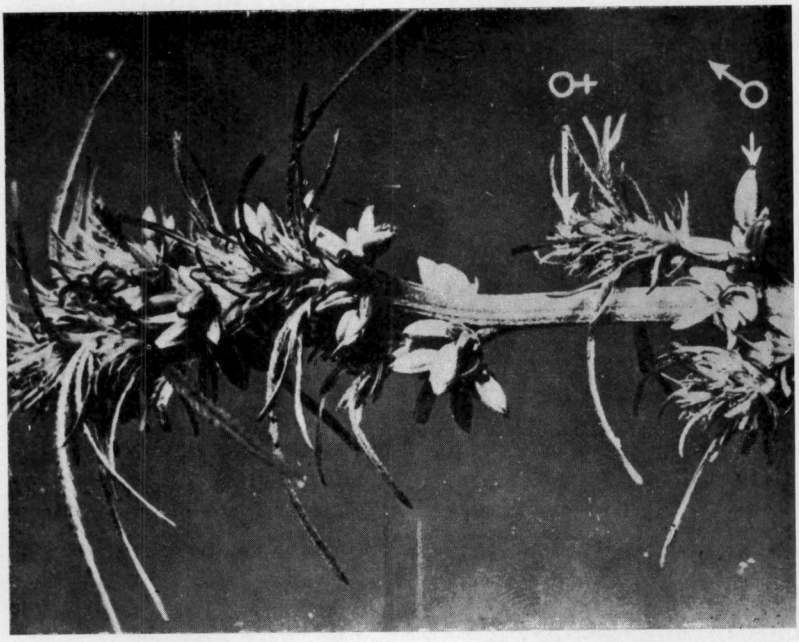


FIG. 2. — *Chanvre monoïque en floraison*

FIG. 1. — *Chanvre dioïque. Plante femelle en floraison*

Mais le rôle du chromosome Y n'est pas défini. WARMKE et DAVIDSSON (1944), RIZET (1946), NISHIYAMA (1947), CORNU (1951), TAKENAVA (1953), travaillant sur des polyploïdes, admettent que les formules XXY et XXXY sont femelles. WESTERGAARD (1958), estime avec ces chercheurs que Y est vraisemblablement peu actif, ce qui présenterait certaines analogies avec un mécanisme du type *Drosophila* sp. ou *Rumex acetosa* (ONO, 1935) ; mais il n'est pas exclu que *Cannabis sativa* constitue un nouveau type encore indéterminé de balance sexuelle.

FIG. 3. — *Chanvre dioïque. Plante mâle en floraison*

Aussi, la constitution chromosomique et le déterminisme génétique du sexe et du port des différentes formes décrites ci-dessus, sont mal précisés et très discutés. Selon GRISKO, les facteurs du port et de la sexualité sont indépendants. Le sexe ne serait pas déterminé par un chromosome particulier, mais par l'ensemble du génome et par l'interaction de l'ensemble des gènes et des chromosomes. Tous les individus sont ainsi aptes à exprimer l'un ou l'autre sexe, ce qui explique que l'on puisse rencontrer des plantes à port et sexe opposés. GRISKO envisage aussi l'existence d'un phénomène d'hérédité cytoplasmique pour les « mâles féminisés » : ceux-ci hériteraient de caractères cytoplasmiques de la plante femelle.

Pour HOFFMANN, tous les types peuvent être soit XX, soit XY ou même YY. Les phénotypes à port femelle et à fleurs mâles (ou mâles et femelles) seraient XY ou YY ; les phénotypes à port mâle et à fleurs femelles (ou mâles et femelles) auraient une formule XX. HOFFMANN considère en outre que le chromosome Y est peu actif et qu'une hérédité polyfactorielle détermine l'expression de la monœcie : les facteurs portés par le chromosome X sont à prédominance femelle tandis que ceux portés par les autosomes sont à tendance mâle. Enfin, les plantes à port et fleurs mâles qui apparaissent au sein de lignées monoïques sont, pour un même phénotype, génétiquement différentes du mâle vrai. Ces plantes, de formule XY, posséderaient selon HOFFMANN des gènes de monœcie et de féminisation du port résultant peut-être d'une hérédité cytoplasmique.

Von SENGBUSCH expose que le port est déterminé par les chromosomes sexuels, ce qui concorde avec GRISKO mais diffère d'HOFFMANN. Pour ce chercheur un seul type existe dans la catégorie des formes à port mâle : le mâle sauvage vrai XY. Tous les autres phénotypes sexuels proviennent de l'état femelle, sont tous XX et la monœcie dépend d'un gène polyallèle non localisé, résultant d'une mutation survenue chez la femelle dioïque.

MENZEL montre par ailleurs que certaines formes monoïques à port mâle ont un karyotype XX. Cet auteur suppose qu'il résulte de la translocation sur le chromosome nucléolaire soit d'un fragment du chromosome Y, soit plutôt d'un fragment d'un autosome porteur des facteurs du port mâle.

Finalement si le caractère hétérogamétique du sexe mâle est généralement admis, le déterminisme génétique des autres formes sexuelles est encore pratiquement inconnu.

Les auteurs des hypothèses les plus récentes s'opposent en particulier sur l'origine des types les plus intéressants au plan agronomique, c'est-à-dire des monoïques à port femelle. Selon HOFFMANN, ils peuvent dériver du mâle et être XY ou même YY ; Von SENGBUSCH au contraire considère qu'ils résultent d'abord d'une mutation masculinisant la femelle vraie et qu'ils sont XX. Plus tard, toutefois (1961), il admettra l'existence de monoïques à port femelle, de formule XY. Un autre sujet de désaccord fondamental entre ces deux chercheurs concerne la nature génétique réelle des phénotypes à port et fleurs mâles apparaissant au sein de descendances monoïques. Pour le premier, il peut s'agir de types XY différents du mâle vrai, car leur croisement avec une femelle dioïque donne une descendance qui ne comprend que 28 à 36 p. 100 d'individus mâles au lieu des 50 p. 100 attendus. Pour le second, ces mâles particuliers n'existent pas : on est en présence de mâles vrais résultant d'une pollinisation étrangère accidentelle et la ségrégation anormale observée provient de la sublétalité du pollen Y et des cellules œufs (DIERKS et Von SENGBUSCH, 1961).

Mais dans les deux cas, le rôle joué par le chromosome Y, la localisation des gênes déterminant le sexe, leur interaction ainsi que leur mode d'action individuel, ne sont pas expliqués de façon satisfaisante. Si Y est inerte, comme le laissent penser les travaux effectués sur des polyploïdes, le sexe dépendrait de la balance X/autosomes et ce déterminisme serait comparable à celui mis en évidence chez *Rumex acetosa*. Selon WESTERGAARD, « un tel mécanisme est généralement très sensible aux facteurs du milieu », ce qui pourrait expliquer l'influence très importante de ces derniers sur l'expression de la sexualité du chanvre et notamment de la monœcie. Le cycle photopériodique exerce par exemple une influence « masculinisante » ou « féminisante »

selon que la durée quotidienne du jour est longue ou courte, tandis qu'une nutrition riche en azote induit une « masculinisation » plus ou moins prononcée du phénotype (ARNOUX, 1963, 1966). Cette action du milieu est très importante car elle est capable de rendre indécelable pour l'observateur la nature génétique réelle d'un phénotype sexuel donné, ce qui augmente les difficultés d'analyse et d'interprétation du *sex ratio* des descendances étudiées. Aussi WESTERGAARD considère-t-il que « le déterminisme du sexe chez *Cannabis sativa* est probablement l'exemple le plus complexe rencontré parmi toutes les espèces cultivées ».

Pour essayer de résoudre ce problème, il faudrait disposer de lignées di- et polyploïdes aussi homogènes que possible, les maintenir dans des conditions parfaites d'isolement, procéder à des hybridations rigoureusement contrôlées, analyser les descendances et travailler d'une façon générale dans un milieu aux caractéristiques constantes. Comme le démontre WESTERGAARD, et comme le reconnaissent la plupart des chercheurs ayant abordé ces études, l'allogamie du chanvre rend les exigences d'une telle activité pratiquement incompatibles avec la réalisation d'un programme important d'amélioration variétale.

SUR QUELQUES RÉSULTATS FONDAMENTAUX

Malgré ces difficultés, de nombreux croisements entre types sexuels différents ainsi qu'un nombre élevé d'autofédoncations ont pu être réalisés à Montpellier avec toutes les garanties souhaitables. Il paraît intéressant, pour compléter les données bibliographiques, d'en résumer les principaux résultats car ils ont servi de base pour la mise en œuvre des travaux de sélection qui seront ensuite exposés :

1. Seuls les croisements dans lesquels l'un des parents est dioïque, fournissent des résultats constants. Lorsqu'un mâle vrai est en effet utilisé, quel que soit son partenaire femelle, la descendance obtenue comprend toujours 50 p. 100 environ d'individus mâles à port mâle. Si une femelle dioïque au contraire est fécondée par un monoïque à port femelle, la F_1 est toujours composée d'une très forte majorité de phénotypes femelles. En Hongrie, BOCSA (1960-1964) réalise d'ailleurs cette dernière hybridation sur une grande échelle pour obtenir une forme « unisexuée » femelle (Uniko) qui, multipliée une fois en panmixie présente l'intérêt de fournir des rendements élevés en semences ; elle retourne ensuite rapidement à l'état dioïque.

2. Tous les autres types de croisements entre individus monoïques donnent des ségrégations dont le *sex ratio* est le plus souvent différent, qu'il s'agisse du produit d'une hybridation répétée entre parents phénotypiquement identiques ou d'un même hybride suivant les conditions du milieu d'observation. HOFFMANN (1947) avait déjà observé ce phénomène.

3. Les lignées monoïques inbred peuvent aussi présenter les trois types sexuels en proportions variables. L'autofécondation permet cependant d'obtenir une fréquence relative élevée de l'état monoïque et ici, les différences concernent surtout l'expression de la monœcie : elle peut varier pour une même génération en fonction des descendances, des années ou du lieu d'observation.

4. Des plantes à port et fleurs mâles peuvent apparaître au sein de lignées

monoïques ; éprouvées par croisement avec une femelle dioïque, ces plantes fournissent deux types de descendances :

— les unes comprennent 50 p. 100 environ d'individus mâles, soit le taux normal observé chez les types dioïques. La plante éprouvée est alors un vrai mâle, dont l'apparition résulte d'une pollinisation étrangère ;

— d'autres au contraire, ont un pourcentage anormalement faible d'individus mâles, compris entre 20 et 30 p. 100 ; elles expriment en outre, le plus souvent, une faible proportion de phénotypes monoïques, de l'ordre de 10 p. 100. Dans ce cas, le génotype éprouvé est incontestablement différent de celui du mâle dioïque car il possède des facteurs de féminité dont ce dernier est dépourvu.

Un type de mâle nouveau peut donc dériver de la monœcie ; ce résultat confirme les observations d'HOFFMANN alors qu'il s'oppose à celles de Von SENGBUSCH.

5. Une sélection orientée vers l'obtention d'un type d'expression féminisé induit une évolution lente de la population vers un phénotype sexuel femelle. Une famille ayant subi une telle action pendant six années consécutives a finalement exprimé 2 p. 100 d'individus monoïques pour 98 p. 100 de femelles. A l'opposé, lorsque la population comprend une majorité de plantes « trop mâles », une masculinisation croissante se produit de génération en génération, pouvant aller jusqu'à l'apparition de phénotypes sexuels mâles. Les deux éventualités sont dangereuses et les tentatives entreprises pour maintenir un état intermédiaire n'ont pas été couronnées de succès, car celui-ci fluctue ou varie sans cesse.

Ces observations peuvent se rapprocher des données fournies par RATH (1968) : des gênes masculinisants ou féminisants, portés par les autosomes, pourraient à la suite de diverses recombinaisons supplanter le mécanisme XY, devenir prédominants, et induire en particulier, dans le cas des premiers, l'apparition de mâles au sein de types sexuels différents.

ÉTUDE ET SÉLECTION DE LA MONŒCIE

Trois populations, *Fibrimon 21, Fibrimon 24 et Fibrimon 56*, obtenues en Allemagne par le Professeur Von SENGBUSCH et représentant les seules souches monoïques alors connues, ont été introduites en France vers 1955 pour servir de matériel de départ aux travaux de création de cultivars homogènes pour l'ensemble de leurs qualités. La fréquence relative de la monœcie au sein de chacune d'elles s'est immédiatement révélée faible (de l'ordre de 20 p. 100), son type d'expression très variable, tandis qu'un taux inacceptable de mâles dioïques, d'environ 15 p. 100, était notée. L'amélioration aussitôt entreprise a eu pour objectifs principaux l'élimination de ces individus mâles et l'obtention d'une proportion aussi élevée que possible de plantes monoïques riches en fleurs femelles, car celles-ci ont une meilleure productivité en graines.

I. — MÉTHODES

Le premier critère de sélection étant représenté par la sexualité, il faut, pour en juger, laisser fleurir les individus : à ce moment, du fait de l'allogamie du chanvre, une fécondation non contrôlée se produit rapidement, ce qui supprime bien entendu, dans une pépinière, toute possibilité de

choix de plantes mères. Aussi a-t-on mis en œuvre, simultanément, une méthode de sélection massale pour laquelle la technique du « reste des semences » a été adaptée au chanvre, ainsi qu'une sélection généalogique, à plus long terme, faisant intervenir un procédé original de multiplication végétative.

A. — *Sélection massale*

Elle nécessite deux ans pour l'obtention d'une nouvelle génération et repose sur le schéma suivant, illustré par la figure 4 :

— *la première année* (an 1), une étude comparative de familles issues de pieds mères sélectionnés lors de la génération précédente, est réalisée en pépinière. Semées séparément (interligne : 0,80 m, espacement sur la ligne : 0,10 m), avec plusieurs répétitions, toutes ces familles font l'objet d'observations concernant le phénotype sexuel ainsi que les qualités agronomiques et technologiques de chacun de leurs individus. Ces données permettent le choix des meilleures d'entre elles caractérisées à la fois par une absence totale de mâles, un taux élevé de plantes monoïques à fleurs femelles prépondérantes et par une bonne valeur agronomique.

— *la deuxième année* (an 2 du schéma), les familles retenues sont semées côte à côte (interligne : 0,80 m ; espacement sur la ligne : 0,15 m), dans une parcelle extérieure isolée, en utilisant pour cela des semences mises en réserve un an auparavant, au moment de l'implantation de la pépinière. Dans cette parcelle isolée, toutes les plantes présentant un caractère sexuel, morphologique ou physiologique indésirable, sont éliminées avant leur mise à fleur. La suppression d'une famille entière peut même être décidée si un seul de ses membres exprime un défaut important : c'est le cas notamment lors de la présence d'un phénotype mâle.

Les individus monoïques conservés s'interfécondent ; puis, au stade fin floraison et indépendamment de leur filiation respective, on choisit les meilleurs d'entre eux pour leur phénotype sexuel et pour l'ensemble de leurs caractères végétatifs. Ils sont ensuite récoltés séparément pour faire l'objet d'une analyse individuelle de leur richesse en fibres, dont les résultats permettent la sélection définitive des pieds mères élites ; la descendance de chacun de ces pieds mères sera à nouveau observée et analysée en pépinière l'année suivante (an 3)...

Les graines provenant des autres plantes de la parcelle sont mélangées et utilisées pour la production de semences de base, laquelle reçoit ainsi, tous les deux ans, un matériel amélioré.

Cent familles environ pour chacune des trois populations, ont été régulièrement observées en pépinière, au sein d'un dispositif comprenant 3 répétitions d'au moins 250 individus chacune ; les parcelles de reproduction, en deuxième année, couvraient 1 ha et renfermaient en moyenne 80 000 plantes.

B. — *Sélection généalogique*

Pour répondre à la nécessité de laisser fleurir une plante afin d'apprécier sa sexualité tout en conservant la possibilité de contrôler sa pollinisation et surtout de l'autoféconder, la technique suivante a été mise au point : lorsqu'un individu remarquable pour son phénotype sexuel est détecté, il est coupé le plus tôt possible après sa mise à fleur. Les extrémités de ses ramifications sont prélevées et placées dans un châssis maintenu à une température constante de 25°C, sur lequel un éclairage artificiel permet de porter la durée quotidienne du jour à 24 heures (fig. 5). Après leur enracinement et leur mise en pot, ces boutures sont conservées tout l'hiver en serre, et maintenues à l'état végétatif grâce à un apport lumineux continu (fig. 6). Au printemps suivant, chacune d'elles est isolée dans l'espace : l'autopollinisation est alors assurée et produit une quantité suffisante de semences car chaque plante de départ fournit plusieurs boutures, que l'on peut encore multiplier de la même façon au cours de l'hiver, et que l'on place ensuite dans le même isolement.

Cette technique présente en outre l'avantage de permettre l'analyse immédiate de la teneur en fibres des phénotypes choisis, sur un échantillon constant de leur tige, bien déterminé par des études spéciales : 15 p. 100 de la longueur de cette tige, pris au-dessous de son point médian ; on ne conserve ainsi et on ne bouture que les types les plus riches en cellulose.

Les descendances inbred sont observées l'année suivante en pépinière, où elles font l'objet d'un nouveau choix de plantes mères destinées à être autofécondées selon le même procédé. Mais deux années sont encore nécessaires pour l'obtention d'une nouvelle génération.

Limité par les difficultés de contrôler de nombreuses parcelles isolées, le total annuel d'autofécondations a été en général compris entre 50 et 80.

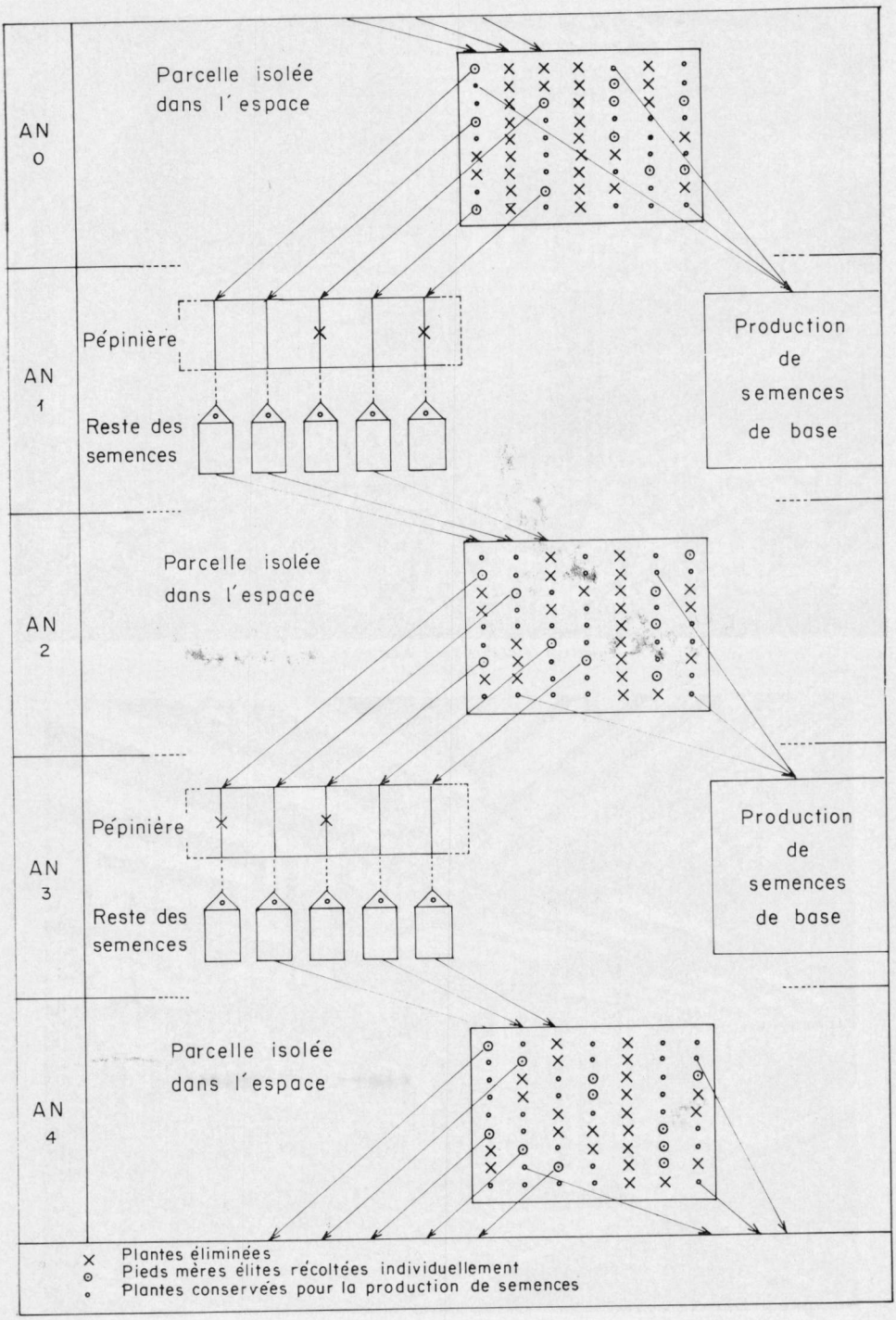


FIG. 4. — *Schéma de sélection massale* (technique du reste des semences)

FIG. 5. — *Sélection généalogique : bouturage des plantes élites*

FIG. 6. — *Sélection généalogique : maintien à l'état végétatif, en serre, des boutures de plantes élites*

II. — Résultats

Comme les travaux d'amélioration des qualités agronomiques n'ont pas soulevé de difficultés anormales, et en fonction du principal problème posé par la sélection entreprise, seuls les résultats concernant la sexualité vont être analysés ; ils seront répartis en trois groupes : la présence de plantes mâles, la fréquence relative de la monœcie et enfin son type d'expression.

A. — *Les plantes mâles*

L'élimination de ces formes indésirables a été obtenue assez rapidement, après deux à trois générations, aussi bien par sélection massale, grâce à des épurations sévères, que par sélection généalogique. Mais cette élimination n'a jamais pu être considérée comme totale et définitive. Toute descendance, *inbred* ou issue de *sib-cross*, se révèle en effet susceptible de comprendre ce type sexuel, dans une proportion généralement très faible, et cela même si les générations antérieures en sont dépourvues et si toutes les garanties sont prises pour éviter une fécondation étrangère. Une descendance i_3, issue de *Fibrimon 56* et ne renfermant que des phénotypes monoïques, a présenté par exemple une plante mâle lors de sa première multiplication sur 0,50 ha comprenant 40 000 individus environ. Dans ce cas, les caractéristiques morphologiques et physiologiques très particulières du mâle observé, identiques à celles de la descendance, excluaient toute hypothèse de pollinisation extérieure.

La cause génétique déterminant cette apparition imprévisible n'est pas connue. Mais son caractère fortuit exige qu'un contrôle régulier et rigoureux soit exercé sur chaque génération et à tous les stades de la production de semences ; il est impératif en effet d'éliminer ces mâles avant leur mise à fleur pour éviter un retour rapide à la dioecie. Ainsi, bien que les connaissances actuelles ne permettent pas d'en obtenir la suppression définitive, les mâles peuvent être en grande partie supprimés ; leur maintien dans des proportions très réduites et acceptables dépend du contrôle sévère et constant de la fécondation des populations monoïques. Il s'agit essentiellement d'un problème d'organisation et de compétence, non dénué de difficultés certes, mais dont les résultats pourraient satisfaire s'ils étaient seuls en cause dans le cadre de l'amélioration générale de la monœcie.

B. — *La fréquence relative de la monœcie*

Quelle que soit la méthode utilisée et après un délai allant de deux à quatre générations pour la plupart des populations ou des individus considérés, le taux de la monœcie a pu être porté à son niveau le plus élevé, soit 100 p. 100, au sein de nombreuses descendances. Il serait en fait plus précis d'écrire que tous les individus sont alors aptes à exprimer la monœcie car tous ne l'expriment pas régulièrement, en tous milieux ou pour toutes les générations, comme le montrent les quelques exemples suivants :

— une même souche de *Fibrimon 21* a présenté la même année : 24 p. 100 de phénotypes monoïques dans le département de l'Hérault, 69 p. 100 dans celui du Gers et 99 p. 100 dans la Sarthe ;

— une descendance de *Fibrimon 56* a exprimé, à Montpellier, des taux de monœcie allant de 26 à 86 p. 100, en fonction de dates de semis échelonnées entre le 6 janvier et le 2 juin ;

— une même génération *inbred*, semée quatre années successives dans un même lieu, à partir du même lot de semences, a révélé successivement 65 p. 100, 16 p. 100, 45 p. 100, puis 57 p. 100 d'individus monoïques.

Ces fluctuations proviennent le plus souvent de l'action importante que les conditions du milieu exercent sur l'expression de la monœcie. Mais l'observation de plusieurs générations successives résultant de pollinisations contrôlées, laisse penser que des facteurs génétiques encore inconnus peuvent également intervenir. Ainsi plusieurs cas ont été reconnus où, après trois ou quatre autofécondations répétées ayant fourni chaque fois une lignée ne comprenant que des plantes monoïques, l'autopollinisation de l'une de ces plantes donne une descendance dont le taux de monœcie est faible sans que l'environnement puisse apparemment en être rendu responsable.

En résumé, l'obtention d'une fréquence élevée du caractère monoïque est un objectif qui peut être atteint sans grandes difficultés. Mais ce résultat doit être considéré comme « instantané », car sa reproduction en tous milieux et son maintien au fil des descendances se révèle très aléatoire.

C. — *Le type d'expression de la monœcie*

Un individu monoïque porte de nombreuses fleurs mâles et femelles dans un rapport variable qui caractérise le type d'expression de la monœcie. Von SENGBUSCH utilise ce rapport pour définir 5 classes selon une échelle, mondialement adoptée maintenant, allant de 1 + (une croix) à 5 +. Les types 1 + ont une proportion élevée de fleurs mâles alors qu'à l'autre extrême, chez les types 5 +, cette proportion est faible et les fleurs femelles sont nettement prépondérantes. Dans le domaine agronomique, seules les plantes 4 + et 5 + sont recherchées car elles ont une meilleure productivité en graines ; les trois autres classes sont généralement qualifiées de « trop mâles » par les sélectionneurs et doivent être éliminées.

Un type d'expression à féminité élevée n'a jamais pu être établi de façon uniforme au sein d'aucune des nombreuses souches possédant un taux important de plantes monoïques. Il n'a pas été possible non plus de contrôler et de maintenir la distribution de ce caractère autour d'une moyenne satisfaisante, d'une génération ou d'un milieu à l'autre. Les différences observées sont parfois très grandes puisqu'une même descendance a exprimé par exemple, la même année, 3 p. 100 de phénotypes « trop mâles » à Montpellier, ce qui peut être considéré comme satisfaisant et 64 p. 100 dans le département de la Sarthe, ce qui est considérable et implique le rejet de ce matériel (ARNOUX et MATHIEU, 1966). Ces résultats sont d'une importance primordiale car leurs conséquences génétiques et agronomiques sont particulièrement graves. La « masculinisation » d'une population, résultant d'une proportion élevée de plantes « trop mâles », présente en effet le risque d'un retour ultérieur à la dioecie. Peu fructifères, ces phénotypes sont en outre, du fait de la compacité des grappes de fleurs mâles (fig. 7), un foyer propice au développement de divers parasites, de *Botrytis* sp. notamment, qui dégradent la qualité des tiges et des fibres. Cette évolution maintes fois constatée, survenant dans une souche après plusieurs années de sélection, est souvent très rapide,

difficilement maîtrisable et généralement même irréversible ; elle compromet le fruit des travaux entrepris ainsi que la valeur des cultivars d'une façon telle que son danger, en l'état actuel des connaissances, justifie l'arrêt des recherches sur la monœcie.

FIG. 7. — *Inflorescence d'une plante monoïque trop mâle* (détail)

III. — DISCUSSION

La sélection et le maintien de l'état monoïque reposent donc actuellement sur des données fondamentales insuffisantes et posent deux problèmes principaux : d'une part le choix de plantes élites dans un milieu et pour une descendance donnés, sachant que leur phénotype résulte d'un génotype et d'une action de l'environnement mal connus ; d'autre part le maintien d'un taux élevé de monœcie d'une génération à l'autre dans un même milieu tout d'abord, dans des milieux différents ensuite. En fonction des moyens mis à sa disposition, le sélectionneur est pour l'instant obligé d'exercer son action uniquement sur des phénotypes, sachant que ceux-ci n'expriment pas toute la variabilité génétique contenue dans l'espèce. S'il peut ainsi diminuer artificiellement les variations du type par une élimination des combinaisons allé-

liques indésirables, il n'obtiendra jamais l'élimination complète de ces combinaisons. Cette action empirique, avec la nécessité de travailler sur une moyenne, doit être constamment pratiquée, à chaque génération, pour essayer de maintenir le niveau de cette moyenne, sans aucune assurance cependant sur l'expression de la sexualité de la génération suivante.

Des remarques identiques peuvent être formulées au sujet du type d'expression de la monœcie. Il est probable en effet que le rapport entre fleurs mâles et femelles dépende d'une hérédité quantitative contrôlée par des polygènes ; mais, sans aucune information précise, la sélection entreprise ne peut s'exercer ici encore que sur des phénotypes et doit être pratiquée de façon continue, car la recombinaison joue constamment pour modifier la constitution des complexes polygéniques. Dans le génotype, ceux-ci sont probablement en présence de combinaisons différentes avec lesquelles ils doivent être équilibrés : il s'agit donc d'un équilibre de relation ; mais comme ces combinaisons ne sont vraisemblablement jamais à l'état homozygote, leur équilibre interne n'est pas soumis à la sélection et il a très peu de chances d'être amené à un état satisfaisant.

Il paraît ainsi exclu d'obtenir sinon la fixité, tout au moins une certaine stabilité d'un état monoïque idéal. Dans ces conditions et en dépit d'une élimination quasi totale des phénotypes mâles, la monœcie ne permet pas, pour l'instant, de produire un matériel végétal capable de fournir régulièrement une matière première présentant l'homogénéité et les qualités exigées par l'industrie.

PRODUCTION D'HYBRIDES ENTRE FORMES DIOIQUES ET MONOIQUES

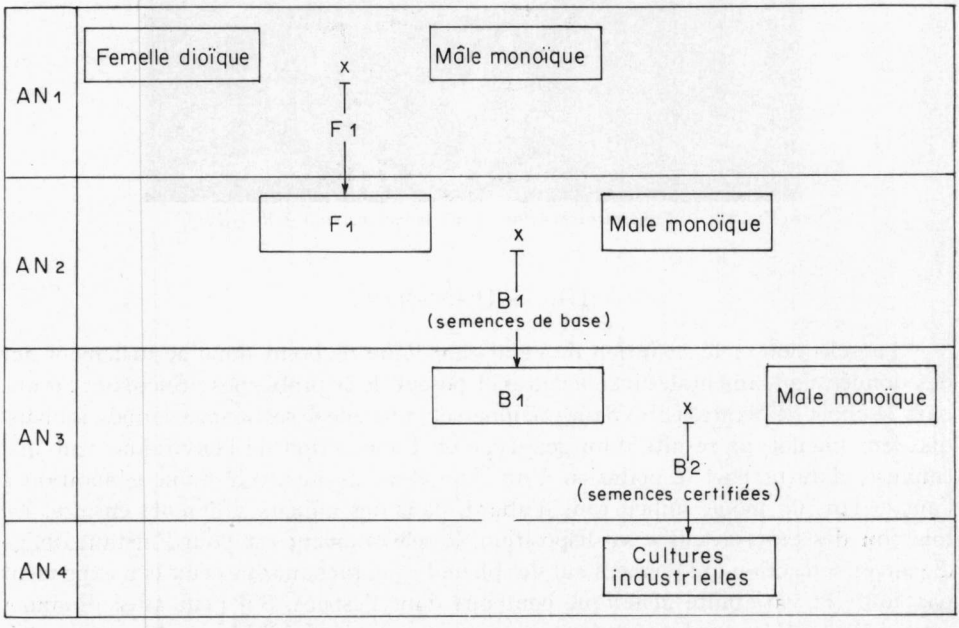


FIG. 8. — *Schéma de production de variétés hybrides à plantes femelles prépondérantes*

Le croisement d'une femelle dioïque par un monoïque fournit une F_1 composée d'une très forte majorité de plantes à port et fleurs femelles. Cette donnée a été utilisée, dans une deuxième étape des recherches, pour concevoir une production originale de variétés hybrides à plantes femelles prépondérantes, moins sensibles au milieu pour l'expression de leur sexualité et aux propriétés industrielles homogènes. Le schéma de départ de cette production est fourni par la figure 8.

Les premiers travaux ont été entrepris en 1966 : ils ont eu pour objet la recherche et le croisement de nombreux géniteurs, puis l'analyse comparative des qualités sexuelles et agronomiques des F_1 et des B_1 produites ; ils ont également étudié les techniques d'hybridation à mettre en œuvre jusqu'au stade actuel des recherches, c'est-à-dire la troisième génération hybride. Leurs principaux résultats vont être successivement exposés.

I. — Matériel végétal de départ

Le choix des géniteurs de départ repose sur trois critères principaux : la précocité, caractère important pour les cultures françaises de chanvre qui sont essentiellement localisées au nord de la Loire, la productivité en tiges et la richesse en fibres de ces tiges.

Trente variétés dioïques, destinées à servir de parents femelles ont été collectées ; elles correspondent aux principaux types cultivés dans le monde et plus particulièrement en Europe occidentale et orientale : Italie, Pologne, Hongrie, Yougoslavie, U. R. S. S.

Trois parents mâles ont été choisis parmi les nombreuses souches monoïques résultant des travaux d'amélioration réalisés en France ; ce sont *Fibrimon 21 P.*, *Fibrimon 21* et *Fibrimon 24*. Le premier se distingue par sa grande précocité tandis que les derniers, également précoces, diffèrent essentiellement par la qualité de leurs fibres : celles-ci sont plus abondantes et plus grossières chez *Fibrimon 24*.

II. — Méthodes

Tous les croisements expérimentaux sont réalisés selon la même technique : dans une parcelle isolée de toute culture de chanvre, les géniteurs sont semés côte à côte, à raison de cinq rangs pour le parent femelle et de trois rangs pour le parent mâle ; l'interligne est d'environ 0,80 m, tandis que l'espacement sur la ligne est de l'ordre de 0,15 m. Toutefois, pour l'hybridation de départ notamment, et lorsque plusieurs parents femelles doivent être fécondés par un même géniteur monoïque, un seul champ est utilisé dans lequel sont semées toutes les variétés concernées. Si celles-ci sont de précocité très différentes, le type mâle donne lieu à plusieurs semis échelonnés dans le temps, de façon à faire coïncider les époques de floraison des divers parents.

Dans ces parcelles, tout individu mâle, quelle que soit sa filiation, ainsi que toute plante susceptible d'émettre du pollen mais n'appartenant pas au parent monoïque, est éliminée avant sa floraison. Ceci exige qu'un contrôle rigoureux et qu'une épuration sévère soient régulièrement effectués, tous les deux jours en moyenne, au moment de la mise à fleur.

Les descendances hybrides sont d'abord étudiées dans une pépinière : semées à grand écartement (0,80 × 0,10 m), avec trois à quatre répétitions, elles font l'objet d'observations concernant le phénotype sexuel, les qualités agronomiques et technologiques de chacune de leurs plantes. Les meilleures d'entre elles pour l'ensemble de ces qualités sont éprouvées, l'année suivante, au sein de microessais comparatifs culturaux répartis en plusieurs régions de France et destinés à mettre en évidence les formules hybrides dont le niveau de production est le plus élevé.

III. — Résultats

La sexualité exprimée par les deux premières générations hybrides sera tout d'abord exposée et discutée car elle constitue le problème fondamental de l'amélioration variétale entreprise. Le comportement en hybridation des principaux caractères agronomiques et technologiques sera ensuite rapidement analysé ; puis les meilleures formules hybrides seront précisées avant de discuter et de juger l'intérêt de cette nouvelle méthode de production de variétés papetières de chanvre.

A. — *Expression de la sexualité des hybrides* F_1 *et* B_1

Soixante-quinze F_1 comprenant environ 56 000 plantes au total, dont 27 000 ont été examinées individuellement, ont fourni les résultats rapportés par le tableau 1. Celui-ci contient également les observations réalisées sur 13 B_1 résultant du premier rétrocroisement et renfermant 10 000 individus dont 4 000 ont été analysés un à un. Le nombre de B_1 est réduit car, dans le cadre du programme de sélection en cours, seules les F_1 présentant un ensemble de qualités satisfaisantes ont été retenues pour faire l'objet d'un croisement en retour.

Les principaux commentaires à formuler concernent les phénotypes mâles et monoïques ; les femelles, en effet, sont normalement attendues et leur fréquence relative dépend de celle des deux types sexuels précédents.

1. *Cas des phénotypes mâles.*

L'analyse individuelle de chaque hybride F_1 et B_1 exprimant des phénotypes à port et fleurs mâles montre que deux éventualités peuvent se présenter :

— la proportion de ces phénotypes est élevée, supérieure à 1 p. 100 au moins. Il s'agit alors, sans aucun doute, du résultat d'une fécondation étrangère et accidentelle par du pollen dioïque ;

— cette proportion est faible, nettement inférieure à 1 p. 100 : ici encore une pollinisation incontrôlée peut être incriminée. Mais ces faibles pourcentages pourraient avoir une origine génétique que les connaissances actuelles ne permettent pas d'expliquer. Certains croisements ont en effet bénéficié d'isolements parfaits dans l'espace ou le temps, pour des raisons de tardiveté par exemple, et ont subi des contrôles tellement sévères que toute fécondation étrangère paraît exclue : or leur produit renferme des types mâles, très peu nombreux certes, mais indiscutables.

TABLEAU 1. — *Expression de la sexualité d'hybrides* F_1 *résultant du croisement entre dioïques et monoïques et d'hybrides* B_1 *issus du premier croisement en retour*

		Hybrides			
		F_1		B_1	
Nombre de descendances exprimant un phénotype	*a*) entièrement femelle	1			
	b) femelle et mâle	3			
	c) femelle et monoïque	45		7	
	d) femelle, mâle et monoïque	26		6	
		extrêmes (1)	moyenne	extrêmes (1)	moyenne
Pourcentages observés de phénotypes	*a*) mâles	0 à 3,5	0,7	0 à 0,7	0,2
	b) femelles	66 à 100	94,8	75 à 96	88,8
	c) monoïques	0 à 26	4,5	3 à 25	11

(1) Les pourcentages extrêmes correspondent aux valeurs minima et maxima observées pour une descendance donnée. Les moyennes sont calculées pour la totalité des plantes observées, indépendamment de leur origine.

Toute descendance hybride, issue de parents femelle et monoïque est donc susceptible d'exprimer un pourcentage très faible d'individus à port et fleurs mâles provenant d'une cause génétique fortuite, inconnue et pour l'instant inévitable.

Ce résultat peut être rapproché des observations réalisées dans diverses lignées monoïques aussi bien par HOFFMANN que par nous-mêmes.

La production de variétés hybrides doit tenir compte de cette éventualité et une épuration rigoureuse de tout phénotype mâle doit être réalisée au sein de chaque F_1, lors du premier croisement en retour.

2. *Cas des phénotypes monoïques.*

a) En F_1.

Les hypothèses de Von SENGBUSCH et d'HOFFMANN permettent d'attendre une F_1 composée uniquement de plantes femelles, bien que ces deux chercheurs aient respectivement observé 0,2 et 2 p. 100 de phénotypes monoïques. Or, dans les 75 F_1 examinées à Montpellier, ces phénotypes sont nettement plus nombreux puisque leur proportion atteint dans certains cas 26 p. 100 et que leur taux moyen est de 4,5 p. 100.

Trois facteurs principaux peuvent, à notre avis, déterminer l'apparition du caractère monoïque en F_1, et influer sur sa fréquence relative et son type d'expression :

α) *Le génotype sexuel du parent femelle.*

Certaines variétés dioïques expriment en effet régulièrement un taux non négligeable de phénotypes monoïques ; ce fait conduit à penser que d'autres plantes de la variété, apparemment femelles, sont en réalité des hétérozygotes sexuels et possèdent donc des gènes de monœcie. Leur comportement génétique doit ainsi être différent de celui de la femelle vraie et leur fécondation par un type monoïque, en particulier lors de la première hybridation, correspond alors à un véritable croisement en retour : il induit en conséquence une augmentation importante et apparemment anormale du taux de la monoécie dans la génération considérée comme la F_1. C'est le cas notamment lorsqu'une variété dioïque suédoise, *SV 54 702*, qui présente régulièrement 5 p. 100 environ de plantes monoïques, est croisée avec *Fibrimon 24* : la F_1 contient plus de 25 p. 100 d'individus exprimant la monœcie.

β) *Le génotype sexuel du parent mâle.*

D'une façon générale et indépendamment du parent femelle, la proportion de monoïques est d'autant plus grande en F_1 que le taux de monœcie du parent mâle est plus élevé et que le type d'expression de celle-ci, tel qu'il a été décrit précédemment, est plus masculinisé.

Un exemple en est fourni par le tableau 2 : il indique les pourcentages observés à Montpellier pour trois parents mâles ainsi que pour trois F_1 résultant de leur croisement respectif avec un même type femelle, la variété dioïque polonaise *LKCSD*.

γ) *Les conditions du milieu de végétation.*

Les facteurs trophiques et climatiques peuvent en effet modifier l'expression de la sexualité des hybrides. C'est ainsi que les diverses F_1 obtenues, observées la même année sous deux latitudes différentes, Montpellier (43° 35′ N) et le Mans (48° N), ont exprimé les pourcentages de monoïques rapportés dans le tableau 3.

TABLEAU 2

Pourcentages observés de phénotypes monoïques au sein de trois parents mâles et des F_1 issues du croisement d'un même type femelle par chacun de ces trois parents

	P. 100 de phénotypes monoïques		
	Parents mâles		F_1 issues du croisement de *LKCSD* par chacun des 3 parents mâles
	Total	« trop mâles »	
Fibrimon 21 P	27	3	2
Fibrimon 21	64	20	4
Fibrimon 24	77	28	7

TABLEAU 3

Pourcentages observés en F_1 de phénotypes monoïques et « trop mâles » en fonction de la latitude

		Montpellier (43° 35′ N)		Le Mans (48° N)	
		extrêmes	moyenne	extrêmes	moyenne
F_1	P. 100 de phénotypes monoïques	0 à 26	4,5	4 à 61	22
	P. 100 de phénotypes monoïques trop mâles .	0 à 2,2	0,7	0 à 25	4

Cette influence de l'environnement a pu être vérifiée en serre, en milieu artificiel, en éprouvant en particulier l'action du cycle photopériodique sur deux de ces F_1. Les résultats obtenus (ARNOUX et MATHIEU, 1969) ont confirmé les données recueillies en plein champ en montrant que la durée quotidienne du jour, prise comme facteur de référence, est susceptible de modifier l'expression du sexe comme l'illustre le tableau 4.

TABLEAU 4

Pourcentages observés en F_1 de phénotypes monoïques et femelles selon le cycle photopériodique

Durée du jour	F_1 issues du croisement	Monoïques (%)	Femelles (%)
12 heures	*LKCSD* × *Fib. 21 P* ...	3	97
	JUS 6 × *Fib. 21 P*	3	97
24 heures	*LKCSD* × *Fib. 21 P* ...	68	32
	JUS 6 × *Fib. 21 P*	64	36

L'action du milieu sur ce nouveau matériel est donc comparable à celle observée antérieurement sur l'expression de la monœcie ; elle s'avère capable d'inhiber ou de stimuler l'apparition de fleurs mâles sur des individus sexuellement hétérozygotes et de modifier fortement en conséquence le *sex ratio* d'un hybride donné : les pourcentages moyens de phénotypes monoïques passent en effet de 4,5 à 22 p. 100, selon que les observations sont faites à Montpellier ou au Mans.

b) *En* B_1.

Les observations précédentes sont également valables pour le produit du premier croisement en retour où le taux de monœcie dépend encore des génotypes sexuels des parents femelles, F_1 et monoïques comme le montrent les quelques exemples du tableau 5.

TABLEAU 5

Pourcentages de phénotypes monoïques observés au sein de différentes générations hybrides en fonction de leurs géniteurs respectifs

			Hybrides			
			Parents femelles			
		Monoïques (%)	*JUS 6*		*Fibridia* (1)	
			F_1	B_1	F_1	B_1
Parents mâles monoïques	*Fib. 21 P* ..	27	1	6,5	6,5	7,5
	Fib. 24	77	2,5	14	11,5	20,5

(1) Bien que variable et faible, la présence de plantes monoïques est plus fréquente chez *Fibridia* que chez *JUS 6*.

La sexualité des B_1 est également très sensible aux facteurs de l'environnement comme le précise le tableau 6 qui rapporte les observations effectuées sous deux latitudes différentes : Montpellier et Le Mans.

TABLEAU 6

Pourcentages observés en B_1 *de phénotypes monoïques « trop mâles » en fonction de la latitude*

		Montpellier (43° 35′ N)		Le Mans (48° N)	
		extrêmes	moyenne	extrêmes	moyenne
B_1	P. 100 de phénotypes monoïques	3 à 25	11	21 à 56	38
	P. 100 de phénotypes monoïques trop mâles .	0,5 à 6	3	7 à 25	19

De même que pour les F_1 les différences sont importantes puisque le taux moyen de monœcie est respectivement de 11 et de 38 p. 100.

Il faut d'autre part souligner l'importance fondamentale et appliquée des observations concernant la composition sexuelle des générations B_1. D'après Von SENGBUSCH notamment, celles-ci doivent comprendre une proportion égale de phénotypes femelles et monoïques. Or, cette égalité n'a jamais été observée à Montpellier où le taux le plus élevé de monoïques au sein d'une B_1 est de 25 p. 100 et où la fréquence relative moyenne pour les 4 000 plantes analysées est de 11 p. 100. Dans certains cas même le pourcentage est étonnamment faible, de l'ordre de 3 p. 100, comme dans le B_1 issu du croisement *Kompolti superélite* × *Fibrimon 21 P.*

Ce résultat peut être considéré comme satisfaisant dans le cadre du programme de sélection entrepris puisqu'il fait apparaître la présence d'une forte majorité de plantes femelles. Il suggère cependant de réaliser un second croisement en retour pour accroître le nombre d'individus pollinisateurs et assurer ainsi une production élevée de semences certifiées conformément au schéma de la figure 8.

En résumé, l'expression de la sexualité des hybrides F_1, théoriquement femelle, dépend en fait des génotypes sexuels parentaux de même que des conditions du milieu de végétation. Ces F_1 peuvent ainsi comprendre une proportion non négligeable de plantes monoïques et un taux très faible (inférieur à 1 p. 100) d'individus à port et fleurs mâles. Le *sex ratio* des B_1, issus du premier rétrocroisement, varie fortement en fonction des mêmes facteurs ; ceux-ci conditionneront la proportion respective des phénotypes monoïques et femelles, ces derniers étant les plus nombreux, exprimés par ces hybrides.

B. — *Qualités agronomiques et technologiques des hybrides F_1 et B_1*

Le comportement en hybridation des principales qualités du chanvre papetier va être rapidement analysé avant de donner quelques précisions sur les formules hybrides qui paraissent pour l'instant les mieux adaptées à la chanvriculture française.

La *précocité*, aussi bien en F_1 qu'en B_1, est sensiblement intermédiaire entre la précocité de chacun des deux parents, mais plus proche toutefois de celle du parent femelle.

La *productivité en tiges* est toujours supérieure à celle du parent femelle dioïque, rarement inférieure à celle du parent monoïque et souvent plus élevée que la productivité respective des deux géniteurs. Un phénomène d'hétérosis pourrait ainsi exister dans certains cas.

La *teneur en fibres des tiges* est intermédiaire entre la teneur des deux parents d'un croisement donné. Ce résultat est toutefois moins strict, lorsque les géniteurs ont des richesses en fibres élevées et voisines.

Finalement ce matériel hybride présente un ensemble de propriétés satisfaisantes et l'aptitude à la combinaison de certains géniteurs permet un choix de formules manifestant un hétérosis leur conférant des qualités supérieures à celles des variétés parentales.

En France, la répartition géographique des cultures de chanvre ainsi que les deux modes de récolte maintenant envisagés (soit « en vert » peu après la floraison, soit au stade de maturité des graines) impliquent l'obtention de trois cultivars diffé-

rant par la longueur de leur cycle végétatif : l'un doit être précoce pour les régions septentrionales ou pour une exploitation à maturité des graines ; l'autre doit être tardif pour les zones méridionales ou pour une coupe « en vert » ; un troisième enfin doit être intermédiaire entre les précédents pour satisfaire aux exigences de certains milieux particuliers.

TABLEAU 7

Principales qualités agronomiques et technologiques des géniteurs et des formules hybrides retenus

	Nombre de jours entre la levée et la :		Hauteur des tiges (en cm)	Rendement en tiges (1)	Teneur en écorces des tiges (2)
	pleine floraison	maturité des graines			
JUS 6	75	115	224	78	29,1
F_1 : *JUS 6* × *Fib. 21*	75	117	237	99	29,3
Fib. 21	85	125	251	100	30,4
Fibridia	96	142	230	91	32,3
F_1 : *Fibridia* × *Fib. 21 P*	85	128	240	123	33,0
B_1 : [*Fibridia* × *Fib. 21 P*] × *Fib. 21 P*	80	125	234	115	33,3
Fib. 21 P	73	114	224	100	34,5
Fibridia	96	142	230	77	32,3
F_1 : *Fibridia* × *Fib. 24*	93	134	260	113	30,5
B_1 : [*Fibridia* × *Fib. 24*] × *Fib. 24*	92	134	259	106	30,8
Fib. 24	85	125	238	100	30,9
Kompolti	96	146	283	95	28,5
F_1 : *Kompolti* × *Fib. 24*	95	143	300	147	30,8
B_1 : [*Kompolti* × *Fib. 24*] × *Fib. 24*	95	141	285	134	30,4
Fib. 24	85	125	238	100	30,9
Szegedi 9	105	155	307	109	32,9
F_1 : *Szegedi 9* × *Fib. 24*	95	145	294	122	31,5
Fib. 24	85	125	238	100	30,9

(1) Exprimé en p. 100 du rendement en tiges du parent monoïque.

(2) Une étude particulière a montré qu'une corrélation forte et hautement significative ($r = + 0,8$) existe entre la teneur en fibres et la teneur en écorces d'une tige. En conséquence, et pour simplifier l'analyse, cette dernière caractéristique est utilisée pour estimer la richesse en cellulose de la tige.

L'analyse exhaustive des parents femelles introduits, puis des F_1 et B_1 auxquelles ils ont donné naissance, a conduit au choix des formules hybrides suivantes :

type précoce :	*JUS 6* × *Fibrimon 21*
type intermédiaire :	*Fibridia* × *Fibrimon 24*
ou	*Fibridia* × *Fibromon 21 P*
type tardif :	*Kompolti superélite* × *Fibrimon 24*
ou	*Szegedi 9* × *Fibrimon 24.*

JUS 6 est une variété originaire d'U. R. S. S. ; *Fibridia* a été obtenue en Allemagne par Von SENGBUSCH tandis que *Kompolti Superélite* et *Szegedi 9* résultent de travaux de sélection conduits en Hongrie par BOCSA.

Tous ces hybrides sont, dans leur type de précocité, plus productifs en tiges que les cultivars monoïques actuels et possèdent une richesse en fibres comparable à celle de ces derniers, comme l'indique le tableau 7, où sont également rapportés les principales caractéristiques des divers parents.

IV. — DISCUSSION

Les résultats de cette deuxième étape des recherches soulignent tout d'abord les difficultés, d'ordre génétique et physiologique, rencontrées dans l'étude du mécanisme contrôlant le sexe du chanvre. Deux phénotypes sexuels identiques peuvent en effet correspondre à deux génotypes différents et toute pollinisation contrôlée ou toute interprétation d'un *sex ratio* devrait s'assurer au préalable de la nature génétique réelle du matériel éprouvé. Or les facteurs du milieu agissent le plus souvent pour rendre celle-ci pratiquement indécelable. La F_1 résultant du croisement de *Fibridia* par *Fibrimon 21 P* a exprimé, par exemple, 95 p. 100 de phénotypes femelles et 5 p. 100 de monoïques à Montpellier, alors que, la même année, ces proportions étaient respectivement de 51 et 49 p. 100 au Mans. L'analyse de ces ségrégations conduit bien évidemment à des conclusions différentes et ceci peut expliquer en partie les divergences d'opinion de même que l'absence de données incontestables concernant la sexualité du chanvre.

Ces résultats peuvent d'autre part être considérés comme satisfaisants en ce qui concerne l'expression du sexe des générations F_1 et B_1. Les individus mâles en effet, quel que soit leur génotype et lorsque tous les risques de pollinisation étrangère sont exclus, sont très peu nombreux ou inexistants. Les plantes femelles sont au contraire en proportion très élevée ; enfin le taux limité de monoïques, dont la biologie est très voisine, réduit considérablement et pratiquement supprime tout danger de masculinisation du phénotype sexuel de la population. En outre, du fait de leur origine, ces hybrides possèdent des facteurs de féminité plus nombreux ou plus puissants que les génotypes monoïques ; en conséquence, au niveau de la population, l'influence éventuelle de conditions de milieu « masculinisantes » est nettement plus faible dans son importance et son intensité que celle observée dans le cas des cultivars monoïques où presque tous les individus peuvent devenir « trop mâles ». Les deux principaux objectifs, c'est-à-dire l'homogénéité de la matière première produite par suppression des types mâles et la moindre sensibilité du phénotype sexuel à l'environnement paraissent donc atteints. D'autre part, le problème du maintien ne se pose plus car chaque génération hybride n'est utilisée qu'une seule fois.

Ces résultats sont également satisfaisants en ce qui concerne la valeur agronomique et technologique des formules hybrides sélectionnées : celles-ci en effet, du fait des qualités intrinsèques des géniteurs et de leur aptitude à la combinaison induisant un phénomène d'hétérosis, ont des niveaux de production en tiges et en fibres supérieurs à ceux des types dioïques ou monoïques actuellement exploités.

Enfin, l'amélioration de ces résultats peut être envisagée : l'élimination de tout génotype monoïque au sein du parent femelle dioïque, la recherche d'une monœcie à fleurs femelles prépondérantes chez le parent mâle doivent en effet accroître le nombre et la force des facteurs de féminité des différents hybrides. Mais, dans tous les cas, ces travaux devront être effectués dans le milieu normal de production de semences et de culture, et à travers un nombre de générations aussi réduit que possible. Dans ce dernier domaine le schéma de départ représenté par la figure 5, paraît devoir être maintenu. L'emploi de la F_1 comme semences de base ne peut en effet être envisagé, car sa production sur de grandes superficies soulève des problèmes techniques importants dont les conséquences sont onéreuses. Le premier rétrocroisement est indispensable pour introduire dans cette F_1 femelle, et assurer sa reproduction, une certaine proportion de plantes émettant du pollen et qui ne soient pas des mâles vrais. Enfin comme l'hybride B_1, produit de ce rétrocroisement, est moins riche en phénotypes monoïques que ne le laissaient prévoir les théories antérieures, un second croisement en retour s'avère nécessaire pour garantir une production élevée de semences certifiées.

Finalement la production de ces nouveaux hybrides industriels n'offre pas de difficultés plus grandes que l'action constante et aléatoire sur des phénotypes monoïques.

CONCLUSIONS

Pour satisfaire les exigences des nouvelles transformations industrielles et notamment du débouché papetier, les types dioïques anciens, trop hétérogènes du fait de l'existence de deux sexes, doivent être remplacés par des cultivars fournissant des plantes de qualité uniforme : celles-ci doivent être tout d'abord homogènes pour le type sexuel. Ainsi se pose un problème de sexualité, dont la solution a été recherchée en premier lieu dans la sélection et le maintien d'un état monoïque à fleurs femelles prépondérantes. Mais en l'absence de données fondamentales indiscutables sur le déterminisme génétique du sexe, cette sélection ne peut s'exercer que sur des phénotypes dont la nature génétique réelle est inconnue, d'autant plus qu'ils sont fortement modifiés par l'environnement. Cette action ne donnant aucune assurance sur l'expression de la sexualité dans la génération suivante, dans un même milieu et *a fortiori* dans un milieu différent, il s'est avéré impossible de maintenir une monœcie d'expression satisfaisante au sein des souches éprouvées.

En conséquence, dans une deuxième étape en cours d'exécution, les recherches ont été orientées vers une production de cultivars à plantes femelles prépondérantes résultant du croisement d'une femelle dioïque par un parent mâle monoïque. La F_1 fait ensuite l'objet de deux croisements en retour pour fournir finalement une population composée d'une forte majorité de phénotypes femelles, d'un nombre restreint de phénotypes monoïques indispensables pour assurer la pollinisation et, accidentelle-

ment, de quelques rares plantes à port et fleurs mâles. Ces populations sont moins sensibles au milieu pour l'expression de leur sexualité et fournissent une matière première homogène.

Les qualités agronomiques et industrielles de ces hybrides sont supérieures à celles de chacun de leurs géniteurs et concourent à justifier la poursuite des recherches dans cette voie.

Reçu pour publication en juillet 1969.

SUMMARY

THE IMPROVEMENT OF HEMP FOR PAPER-MAKING IN FRANCE

The diœcious types, whose separate sexes cause heterogeneity in the quality of the stems, are no longer good enough for the new industrial development of hemp for the French market, particularly as a raw material for paper-making.

These old varieties must be replaced by cultivars in which the plants have uniform characteristics and, first and foremost, are all of one sexual type. Thus the principal obstacle at present to the improvement of hemp lies in the sexuality of the species, and is rendered particularly difficult by the lack of indisputable basic information concerning its genetic determination.

The first research undertaken had as its object the securing and maintenance of a monœcious condition with a female expression. By mass (diagram of fig. 4) or genealogical selection, carried out on plant material introduced from Germany, we obtained numerous lines of which all the individuals were likely to manifest a monœcious character. But for various genetic and physiological reasons, especially in regard to environmental factors, this quality was never achieved completely nor with regularity from one generation or environment to another. The monœcious condition is thus seen to be peculiarly unstable and difficult to control, both in relation to its relative frequency in a population and its type of expression. Then again the work of improvement and maintenance can only be carried out on phenotypes, the true genetic nature of which is usually unknown ; they give no guarantee regarding the sexuality of the next generation in the same environment, to say nothing of a different one. Thus it seems impossible in the present state of our knowledge to obtain a fixity or even a reasonable degree of stability of the ideal monœcious condition.

This result has led to research being directed along other paths, and the possibilities of producing cultivars with predominantly female plants are being investigated. A new programme has been planned for the regular production of hybrids resulting from crosses between diœcious and monœcious types according to the diagram in fig. 8. This programme is now under way ; its first results are encouraging, for the new hybrids, for which the formulae most suitable for French cultivation are given in table 7, have agronomic and industrial qualities superior to those of either of their progenitors. Above all, being composed of a great majority of female phenotypes a limited number of monœcious plants and, accidentally, a few rare male plants, they are less sensitive to environmental factors for the manifestation of their sexuality, and provide a homogenous raw material. These cultivars appear capable of satisfying the demands of agriculture and industry, and research with a view to their further improvement is being continued.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARNOUX M., 1963. Influence des facteurs du milieu sur l'expression de la sexualité du Chanvre monoïque (*Cannabis sativa* L.) I. Action du cycle photopériodique. *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (1), 27-49.

ARNOUX M., 1966. Influence des facteurs du milieu sur l'expression de la sexualité du Chanvre monoïque (*Cannabis sativa* L.) II. Action de la nutrition azotée. *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (2), 123-134.

ARNOUX M., MATHIEU G., 1966. Sur quelques problèmes posés par la sélection et l'amélioration de la monœcie chez le Chanvre (*Cannabis sativa* L.) *Fibra*. **11** (2), 51-62.

ARNOUX M., 1969. Influence du milieu sur le phénotype sexuel de descendances F_1 issues du croisement entre types dioïques et monoïques de Chanvre (*Cannabis sativa* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (1), 53-58.

BREDEMANN G., 1924. Beiträge zur Hanfzüchtung. II. Auslese faserreicher Männchen zur Befruchtung durch Faserbestimmung an der lebenden Pflanze vor der Blüte. *Ange. Bot.*, **6**, 348-360.

BREDEMANN G., 1927. Beiträge zur Hanfzüchtung. III. Weitere Versuche Über Züchtung Hanf Fasergehalt. *Z. Pflanzenz*, **12**, 259-260.

CORNU A., 1951. *Contribution à l'étude de la sexualité des formes triploïdes et tétraploïdes de Chanvre.* Diplôme d'Études supérieures de Sciences naturelles. Faculté de Paris (non publié).

DIERKS W., SENGBUSCH (Von) R., 1961. Studium des Vererbung des Geschlecht und des Wuchstyps beim Hanf. *Züchter*, **37** (1), 12-15.

GRISKO N., 1935. Neues in der Hanfselektion. Die Züchtung von einhönsigen Hanf und von Hanf mit gleichzeitig ausreifenden Männlichen und weiblichen Pflanzen. *Ber. albruss. Akad. Wiss. Landw.*, **3**, 1.

GRISKO N., 1937. Gleischzeitig reifender Hanf. *Nowoje w selskom chosoistwe*, **5**.

HIRATA H., 1924. Sex modification in hemp (*Cannabis sativa* L.). *Journ. soc. Agric. Forestry Japan*, **16**, 69.

HIRATA H., 1928. Sex modification in hemp (*Cannabis sativa* L.) *Journ. Genet.*, **19**, 65-79.

HIRATA H., 1929. Cytological basis of the sex determination in *Cannabis sativa* L. *J. Genet.*, **4**, 198-201.

HOFFMANN W., 1947. Die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes (*Cannabis sativa* L.). I. *Züchter*, **17-18**, 257-277.

HOFFMANN W., 1952. Die Vererbung der Geschlechtsformen des Hanfes (*Cannabis sativa* L.). II. *Züchter*, **23**, 147-158.

HUHNKE W., et *al.*, 1950. Grundlagen für die Züchtung eines monözischen Hanfes. *Z. Pflanzenz.*, **29**, 55-75.

MACKAY E., 1939. Sex chromosomes of *Cannabis sativa*. *Amer. J. Bot.*, **26**, 707-708.

MENZEL M., 1964. Meiotic chromosomes of monœcious Kentucky hemp (*Cannabis sativa*). *Bull. Torrey botanical* Club, **91**, 3, 193-205.

NISHIYAMA I. et *al.*, 1947. Studies on artificially produced polyploïds plants. XI. Changes on the sex ratio in the progeny of the autotetraploïdes hemp. *Seiken Ziho*, **3**, 144-151.

ONO T., 1935. Chromosomen und unisexualität von *Rumex acetosa*. *Science Reports Tohoku Univ.*, **10**, 41-210.

RATH L., 1968. Essais sur les rapports entre les types végétatifs et sexuels du chanvre monoïque. Communication présentée au *Symposium du Lin et du Chanvre*, 25-29 juin 1968 Dresde (RDA).

RIZET G., 1946. Sexualité et polyploïdie chez *Cannabis sativa* L. *C. R. Soc. Biol.*, **140**, 284.

SENGBUSCH Von R., 1952. Ein weiterer Beiträg zur Vererbung des Geschlechts bei Hanf als Grundlage für die Züchtung eine monozischen Hanfe. *Z. Pflanzenz.*, **31**, 319-338.

SINOTO Y., 1929. Chromosomes studies in some dicœcious plants, with special references to the allosomes. *Cytologie*, **1**, 109-191.

TAKENAVA Y., 1953. Cytogenetic studies on sex in *Cannabis sativa* L. II. *Ann. Rept. Nat. Inst. Genet. Japan*, **3**, 48-49.

WARMKE H., DAVIDSSON H., 1944. Polyploïdy investigations. *Carnegie Inst. Wash. Yearbook*, **43**, 135-139.

WESTERGAARD M., 1958. The mechanism of sex determination in dicœcious flowering plants. *Adv. Genetics*, **9**, 217-281.

YAMADA I., 1943. The sex chromosomes of *Cannabis sativa* L. *Rept. Kihara Inst. Biol. Res.*, **2**, 64-68.

Ann. Amélior. Plantes. 1969, **19** (4), 391-403.

STRUCTURES, SENSIBILITÉS ET MODALITÉS D'ACTION DES CARACTÈRES D'AGRESSIVITÉ (1)

J. NGUYEN VAN

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Pour étudier les différents aspects des caractères d'agressivité, nous avons effectué trois expériences en utilisant des Ray-grass (*Lolium perenne* L.) en association soit entre eux, soit avec la Fétuque des prés (*Festuca pratensis* HUDS) soit avec le Trèfle blanc (*Trifolium repens* L.). Les analyses des résultats nous permettent de tirer les conclusions suivantes :

1° L'ensemble des caractères d'agressivité que nous appelons « structures des causes » agit d'une façon collective pour conditionner le phénomène de compétition. Cette structure évolue et change dans le temps, en fonction des micro-conditions. A deux reprises, correspondant à deux stades de développement différents, cette structure fut décomposée en éléments constituants et l'importance de chacun dans le phénomène de compétition fut déterminée.

2° La réaction des caractères d'agressivité aux contraintes créées dans le milieu communautaire, (ce que nous appelons sensibilité des caractères d'agressivité) varie selon leur nature. Ainsi, la hauteur et la précocité de montaison ne sont pas très affectées, tandis que le tallage et le poids révèlent un haut degré de sensibilité.

3° Finalement, l'efficacité et les modalités d'action d'un caractère d'agressivité sont liées à l'intensité de son extériorisation. La gamme des conditions était suffisamment variée pour faire ressortir les situations les plus importantes. Nous avons rencontré d'abord une période d'indépendance, puis de neutralité, d'association ou de coopération. Ensuite, le phénomène passe par un seuil et une oppression s'installe, qui, dans certains cas, peut aboutir à l'élimination totale.

INTRODUCTION

Dans un premier article, nous avons démontré que les caractères d'agressivité sont à la base du comportement de la vie sociale des plantes (NGUYEN VAN, 1968). Dans cet article, nous nous consacrons à l'étude des structures, des sensibilités et des modalités d'action de ces caractères.

Il nous paraît, au préalable, nécessaire d'exposer ici nos conceptions sur les caractères d'agressivité et de nous efforcer de leur donner une définition.

(1) Cet article représente un chapitre d'une thèse de Doctorat ès Sciences, qui sera présentée ultérieurement à l'Université de Paris.

1. *Nature des caractères d'agressivité*

a) *Nature morpho-physiologique.*

De nombreux travaux ont souvent attribué aux phénomènes de compétition des causes d'ordre morpho-physiologique ou génétique. SUNESON (1949) par exemple, au cours d'une étude avec un mélange de variétés d'orge reproduit pendant plusieurs générations, a montré que l'un des cultivars, celui qui donnait un rendement médiocre en culture pure, pouvait acquérir l'avantage en compétition, en développant un système radiculaire dense et fort, quoique peu superficiel ; ceci lui donnait une capacité d'absorption de l'eau et des éléments nutritifs supérieure à celle de ses concurrents. Les références de même nature sont très abondantes. Toutes ces caractéristiques ainsi dégagées peuvent être groupées sous les termes *armes et avantages compétitifs*, proposés par CLEMENTS (cité par DONALD, 1963) pour désigner les caractères qui jouent un rôle dans la compétition, soit par la rapidité de leur expression, soit quantitativement. Il en a cité quelques-uns : réserves plus abondantes dans les semences ou dans les racines, germination plus rapide et plus complète, départ plus précoce, tiges plus hautes, plus ramifiées, enracinement plus profond et plus étalé, nombre de talles plus élevé, feuilles plus larges et fleurs plus nombreuses. DONALD (1963) a ajouté à cette liste les aptitudes génétiques et physiologiques, telles que l'extraction de l'eau ou de l'oxygène dans un sol sec ou humide) l'absorption des éléments nutritifs difficilement assimilables.

De ce point de vue, les caractères d'agressivité, jouant un rôle dans la compétition, sont, comme les caractères botaniques, essentiellement morpho-physiologiques et génétiques en nature. Il se peut ainsi que les caractères d'agressivité soient les mêmes que ceux qui sont observables dans des conditions isolées ou pures.

b) *Nature environnementale.*

Cependant, en réponse à la vie communautaire, certains caractères sont plus sensibles que d'autres à des modifications plastiques et ce, selon les génotypes, la nature de l'ensemble du peuplement et les conditions de richesse du milieu. Citons un exemple de HARPER (1961, d'après CLATWORTHY) ayant trait à des cultures en mélange de deux espèces de lentilles d'eau, *Lemna gibba* et *Lemna polyrhyzza* : quand le peuplement devient dense, la première espèce a la faculté de produire des aéroenchymes lui permettant de flotter et donc de dominer l'autre. Ainsi, les caractères, qui peuvent sembler très compétitifs en culture isolée, ne présentent pas forcément le même aspect avantageux en culture mélangée. Cette observation peut expliquer le cas des génotypes dont les valeurs relatives en culture pure et mélange sont différentes.

2. *Relations causales des caractères d'agressivité*

C'est le mécanisme différenciant les caractères d'agressivité et la capacité de compétition qui nous amène à faire la distinction entre les deux. Les uns agissent en tant que causes de l'autre. Citons DONALD (1963, d'après GRAY et coll.) : la compétition entre diverses graminées (*Agrostis tenuis, Poa pratensis, Bromus inermis* et Trèfle blanc *Ladino* pour le potassium peut être reliée directement aux capacités d'échange en cations de leurs racines respectives.

Dans cet exemple, apparaît, d'une part, la mise en évidence d'un caractère

d'agressivité, la capacité d'échange de cations des racines, et d'autre part, une mesure caractérisant la capacité de compétition, le poids de matière sèche. Ainsi, les caractères d'agressivité, lorsqu'ils s'expriment dans le mélange, y déterminent les causes de la compétition.

Cependant, ces causes sont des fonctions de l'interaction entre les constituants du mélange. Les caractères d'agressivité, tout en produisant ces actions nuisibles, subissent eux aussi et simultanément, des modifications plastiques : ils sont donc à la fois cause et effet. De plus, les génotypes en mélange sont utilisés, à la fois, pour créer les conditions d'expérience et pour mesurer la capacité de compétition.

Des mesures, caractérisant des modifications plastiques de l'ensemble des caractères chez des individus, représentent l'effet de la compétition. Il s'avère évident que les relations qui existent entre les causes et l'effet sont indirectes, en ce sens qu'il y a un troisième facteur entre ces deux réalités. Considérons, par exemple, le cas de compétition par la précocité de montaison : les talles qui arrivent à surgir les premières, n'affectent pas directement les plantes au stade « rosette », comme dans le cas de l'influence d'un produit chimique sur une population végétale, mais l'ombrage qu'elles provoquent est à l'origine de la différence en capacité de compétition.

Les contraintes peuvent se présenter comme des « encombrements » dus à la présence de trop d'organes ou des déséquilibres entre les besoins et les offres pour des facteurs de croissance dans le milieu. Il est explicite que, dans le cas cité précédemment, la cause pourrait être considérée comme directe, si une méthode suffisamment efficace pouvait être conçue pour mesurer les contraintes au niveau de toutes les plantes et au cours du cycle végétatif.

3. *En guise de définition*

Nous pouvons donc définir les caractères d'agressivité comme suit :

Un caractère d'agressivité est essentiellement un caractère morpho-physiologique, qui, comme les autres caractères génétiques, possède son propre conditionnement génique, soit simple, soit complexe, mais qui ne prend sa signification qu'en condition de mélange. Lorsqu'il s'exprime en culture mélangée, il y détermine une ambiance biologique qui peut entraîner une compétition dans la communauté.

Dans le but d'étudier les caractères d'agressivité en tant que composants des aptitudes générales des individus dans la communauté, nous avons effectué trois expériences se rapportant à trois aspects.

La première vise à rechercher la possibilité de décomposer l'ensemble des caractères d'agressivité en éléments constituants, dans le but de mettre en évidence l'évolution de l'ensemble des causes au cours du temps.

La deuxième consiste à étudier les influences des contraintes, créées conjointement dans le milieu par les individus d'une communauté, sur la plasticité de chacun des caractères étudiés.

La troisième est une contribution à l'étude des modalités d'action d'un caractère d'agressivité en fonction de son intensité d'expression.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Expérience 1

Décomposition de la structure de la compétition

Pour étudier la structure des causes dans un phénomène de compétition, nous avons mis en mélange, en proportions égales, des clones provenant de deux lignées de la variété de Ray-grass anglais *Primevère*, mais différents les uns des autres par la taille. La sélection pour une telle différence a été effectuée à partir des touffes dans une pépinière et la préparation du matériel végétal réalisée en serre. L'expérience a été mise en place au printemps sur des bacs contenant un mélange d'un tiers de terre minérale, de terreau et de sable fin. L'ensemble comprenant des répétitions, était conçu pour être subdivisé en 2 groupes exploités à des dates différentes.

Quand l'effet de compétition est apparu dans le peuplement, la première récolte a été effectuée sur un groupe *a*. Nous avons compté les talles, mesuré la hauteur des plantes, à partir du niveau du sol, jusqu'au niveau de l'extrémité de la majorité des feuilles. Le bac fut alors débarrassé du terreau par un jet d'eau et la séparation était effectuée avec les soins nécessaires pour dénouer l'enchevêtrement des racines entre les individus dans le bac. La masse des racines mesurées dans cette expérience n'est constituée que de celles qui émanent de la couronne et la longueur est appréciée de la même façon que pour les feuilles. Ainsi, les données étaient prélevées sur quatre caractères : tallage, hauteur des plantes, nombre et longueur des racines. Il en fut de même pour le groupe *b*, lors de la seconde récolte. Cependant, celle-ci a eu lieu à un stade de compétition beaucoup plus avancé, à peu près 6 semaines après la première.

L'analyse discriminante est utilisée pour faire ressortir l'importance des composantes d'agressivité.

Expérience 2

Étude des sensibilités des caractères d'agressivité

Pour étudier les sensibilités des caractères d'agressivité, nous avons utilisé une expérience établie par ailleurs avec un mélange de Ray-grass anglais et de Fétuque des prés à des proportions de 0, 25, 50, 75 p. 100 de chaque espèce (NGUYEN VAN, 1968). Le semis avait été effectué de telle manière que le rapport des positions entre les deux espèces sur le terrain et par là le pourcentage réel correspondent aux proportions théoriques du mélange.

Ainsi, nous pouvions obtenir des contraintes biologiques : les unes constantes, les autres variables. Comme l'expérience était en bacs, dans un milieu restreint, la pauvreté en substances nutritives et l'existence possible des substances toxiques due à la présence d'un système radiculaire très chevelu, en cours de décomposition, représentent les contraintes constantes, qui affectent également les deux espèces en peuplement mélangé. La présence des talles plus grandes de Fétuque en proportions variables constitue pour le Ray-grass des contraintes variables.

La première coupe fut effectuée au stade « fauche », c'est-à-dire au moment où l'épiaison est pratiquement terminée. Trois caractères d'agressivité, le tallage, la hauteur, la montaison ainsi que le poids vert furent mesurés et analysés.

Par ailleurs, pour étudier le comportement des caractères d'agressivité en fonction des variations des conditions du milieu avec le même matériel, nous avons effectué deux récoltes supplémentaires sur les mêmes bacs, mais nous y avions apporté l'équivalent de 300 unités d'azote à l'hectare après chaque coupe. La luminosité et la température étaient d'ailleurs élevées dans ces derniers cas. L'analyse statistique est réalisée en utilisant le calcul des régressions.

Expérience 3

Études des modalités d'action des caractères d'agressivité

Pour étudier les modalités d'action d'un caractère, il faut disposer théoriquement d'une gamme de génotypes, dont les niveaux d'extériorisation présentent une échelle d'intensité. Faute d'avoir un tel matériel, nous avons dû recourir aux mêmes génotypes de Ray-grass anglais utilisés dans la première expérience et faire varier l'extériorisation par les apports d'azote à des doses différentes de 0, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700 kg d'azote à l'hectare, de manière fractionnée dans le temps.

Des clones de deux génotypes furent d'abord repiqués en culture pure sur des bacs, puis un semis très dru de Trèfle blanc fut effectué sur la population. Les modalités d'action du Ray-grass en fonction de l'intensité d'extériorisation furent mesurées par le comptage en fin de saison du nombre de feuilles de Trèfle blanc bien développées par parcelle.

Une équation polynomiale est bâtie, afin de mettre en évidence les modalités d'action.

RÉSULTATS

1. *Décomposition de la structure des causes*

a) *Décomposition d'une structure simple.*

Dans notre première expérience, le peuplement expérimental comportait deux génotypes de Ray-grass, sélectionnés de telle manière que l'un ait une taille supérieure à l'autre. L'expression de cette différence en hauteur est apparue comme un facteur efficace de compétition. On peut considérer ainsi que les individus se répartissent en deux groupes : les uns sont normaux, et les autres sont opprimés. Le tableau I récapitule des mesures et comptages portant sur quatre caractères : tallage, hauteur, nombre et longueur des racines, appartenant à ces deux groupes d'individus.

TABLEAU I

Moyenne des mesures sur quatre caractères d'agressivité pour deux groupes d'individus

Récoltes	Groupe des individus normaux				Groupe des individus opprimés			
	Tallage (X_1)	Hauteur (X_2)	Nombre de racines (X_3)	Longueur des racines (X_4)	Tallage (X_1)	Hauteur (X_2)	Nombre de racines (X_3)	Longueur des racines (X_4)
Partie *a*	125,75	37,65	473,47	38,24	83,53	33,17	204,88	20,76
Partie *b*	137,35	33,47	596,60	37,20	12,67	16,46	133,53	15,07

L'établissement de la fonction discriminante pour la partie (*a*), donne lieu à l'équation :

$$Z(a) = -7{,}99\,X_1 + 169{,}71\,X_2 + 3{,}76\,X_3 + X_4$$

Cette fonction met en évidence celui de ces caractères, qui est le plus important ; il s'agit de la hauteur. On voit d'une manière très nette que la différence de hauteur créée au départ est encore la plus importante en fin d'expérience. Ceci prouve que ce caractère a été l'élément moteur de compétition, les autres y ayant été sensibles.

b) *Décomposition d'une structure complexe.*

Cependant, on peut se demander si l'intensité des causes du phénomène de compétition reste invariable au cours du temps. Un autre ensemble de données de même nature, prélevées dans la même expérience, mais à une date ultérieure, est récapitulé

dans la partie (*b*) du tableau 1. On peut y remarquer qu'il existe une grande différence entre les deux groupes et entre les caractères. Une analyse discriminante a été également effectuée et donne l'équation :

$$Z_{(b)} = 8{,}33\ X_1 - 18{,}04\ X_2 + X_3 + 18{,}98\ X_4$$

qui montre qu'en plus de la hauteur, la longueur des racines est devenue efficace. Ainsi, la nature et l'intensité des causes sont variables dans le temps.

c) *Puissance de discrimination de ces deux équations.*

Une analyse de variance, présentée dans le tableau 2, permet de se rendre compte d'une manière très nette de la puissance de discrimination de ces deux équations. Ceci montre plus éloquemment encore l'effet des caractères d'agressivité dans la compétition entre les individus des deux groupes.

TABLEAU 2

Analyse de variance des équations $Z_{(a)}$ et $Z_{(b)}$

Sources	Équations			
	Équation $Z_{(a)}$		Équation $Z_{(b)}$	
	ddl	MC	ddl	MC
Entre groupes	4	12,8122 (**)	4	2,0556 (**)
A l'intérieur des groupes	29	0,08467	25	0,0419

(**) Marque la signification au niveau de 1 p. 100.

2. *Sensibilités des caractères d'agressivité aux contraintes*

a) *Sensibilités aux contraintes artificielles.*

Dans la deuxième expérience, le peuplement est constitué de deux espèces : *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS. La présence en proportions variables de talles plus élevées et plus grandes de Fétuque des prés (la proportion est figurée dans la première colonne du tableau 3) constitue une contrainte variable à l'égard du Ray-grass. Les données recueillies sur trois caractères d'agressivité : tallage, montaison et hauteur, ainsi que le poids en vert par plante, sont récapitulées dans le tableau 3.

Sans azote, il apparaît nettement que le tallage et le poids de Ray-grass sont dépendants de la puissance de compétition de la Fétuque, tandis que montaison et hauteur sont moins sensibles.

b) *Sensibilités aux contraintes atténuées artificiellement.*

Les mêmes données (parties *b* et *c* du tableau 3) ont été recueillies sur la même population à laquelle nous avons apporté l'équivalent de 300 kg d'azote à l'hectare,

dans l'espoir d'atténuer les contraintes (300 kg/ha après la 1re coupe et 300 kg/ha après la coupe d'été). Par ailleurs, à cette époque, la luminosité constituait moins un facteur limitant à l'égard du Ray-grass, qui était en général plus petit en taille. Il apparaît que, dans ces conditions, les caractères de tallage et de poids ne sont effectivement plus influencés.

TABLEAU 3

Effets des proportions de Fétuque des prés dans le mélange sur tallage, montaison, hauteur et poids vert du Ray-grass

Traitements		Proportion de mélange	Fétuque	Ray-grass			
			Talles/plante ou parcelle	Talles/plante ou parcelle	% ou non de talles montées/plante	hauteur (cm)	Poids/plante ou parcelle
a	Sans azote	0	0	64,16	9,91	31,56	19,88
		25	122,71	51,07	3,40	35,33	15,21
		50	186,86	47,46	3,21	30,92	14,03
		75	227,00	43,00	5,14	26,00	12,79
b	300 kg d'azote à l'hectare (été)	0	—	57,06	8,00	30,56	12,25
		25	38,86	60,54	15,21	35,59	19,86
		50	105,29	61,28	12,82	37,86	26,00
		75	150,14	78,31	8,21	34,41	20,71
c	300 kg d'azote à l'hectare (automne)	0		64,21	—	29,29	10,45
		25	75,28	66,50	—	30,61	10,50
		50	135,42	73,14	—	34,39	15,52
		75	175,29	80,29	—	31,71	11,78

c) *Analyse de régression en vue de faire ressortir ces sensibilités.*

L'analyse de régression des données résumées dans le tableau 3, donne lieu au tableau 4.

On peut y trouver confirmé que les coefficients de régression ne sont significatifs que dans deux cas (pour le traitement sans azote au printemps) : le tallage et le poids vert, ce qui donne lieu à deux équations :

$$Y_1 = 39{,}08 - 0{,}09129\ X_1 \text{ pour le tallage}$$
$$Y_2 = 11{,}30 - 0{,}03093\ X_2 \text{ pour le poids vert}$$

Tout ceci concourt à montrer qu'en milieu contraignant, le tallage du Ray-grass est nettement affecté par la présence des talles plus grosses de Fétuque. Dans les mêmes conditions, la montaison et la hauteur ne le sont pas, montrant leur indépendance à l'égard des contraintes créées conjointement dans le milieu.

Par contre, quand les conditions sont rendues favorables par les apports d'azote, tous les caractères d'agressivité étudiés deviennent indépendants des interférences créées par la Fétuque.

TABLEAU 4

Analyse de régression des données, résumées dans le tableau 3

Traitements	Caractères	Coefficients de régression	Test de signification			
			due à la régression		déviation	
		b × 1000	ddl		ddl	
Sans azote	Tallage	— 91,294	1	246,091 5 **	14	1,443 3
	Montaison	24,613	1	17,887 1 NS	14	5,793 1
	Hauteur	— 20,088	1	11,914 7 NS	14	16,071 6
	Poids	— 30,934	1	28,253 8 **	14	0,258 9
300 kg N à l'hectare (Été)	Tallage	121,781 8	1	200,015 0 NS	14	56,391 1
	Montaison	— 6,981 3	1	0,657 1 NS	14	18,574 5
	Hauteur	23,264 7	1	7,299 6 NS	14	10,332 8
	Poids	60,779 8	1	49,822 2 NS	14	23,207 9
300 kg N à l'hectare (Automne)	Tallage	89,558 1	1	140,242 7 NS	14	38,495 1
	Hauteur	20,656 1	1	7,460 7 NS	14	3,305 8
	Poids	17,216 1	1	5,184 0 NS	14	5,895 8

3. *Modalités d'action d'un caractère d'agressivité*

Dans la troisième expérience, le tableau 5 représente le nombre total des feuilles bien développées produites par du Trèfle blanc, soumis à la compétition de deux génotypes individuels de Ray-grass. Nous avons apporté à ceux-ci des doses variables d'azote ; l'engrais était répandu de manière fractionnée dans le temps.

TABLEAU 5

Nombre total des feuilles des Trèfles qui ont survécu à l'oppression par le Ray-grass

Génotypes	Apports N/ha							
	0	100	200	300	400	500	600	700
Génotype A.....	1 527	1 400	942	131	225	56	0	0
Génotype B	1 672	1 806	2 108	2 011	1 219	728	495	0

L'analyse de variances pour chacun des degrés polynomiaux est récapitulée dans le tableau 6.

Il apparaît à partir de ce tableau qu'une équation linéaire :

$$Y_A = 535{,}15 - 241{,}11\ X_A$$

s'ajuste mieux aux modalités d'action du génotype A, qui est suffisamment fort pour déclencher la compétition même à des doses très basses d'azote. Par contre, une équation polynomiale de 5e degré est nécessaire pour illustrer celles du génotype B.

TABLEAU 6

Analyse de variances pour chaque degré polynomial des données résumées dans le tableau 5

Sources	ddl	Génotype A		Génotype B	
Linéaire	1	2 441 571,482 0	**	3.201.324,29	**
Carré	1	318 507,291 6	NS	675.514,34	**
Cubique	1	39 533,034 0	NS	179,766,37	*
4e degré	1	86 533,443 1	NS	8.988,00	NS
5e degré	1	28 280,165 3	NS	130.814,25	*
Erreur	2	22 354,74		5.939,00	

$$Y_B = 1624{,}14 - 690{,}11\, X_B - 91{,}90\, X_B^2 + 103{,}11\, X_B^3 + 2{,}23\, X_B^4 - 5{,}41\, X_B^5$$

Tout ceci montre que, malgré un aspect morphologique assez proche, chaque génotype a un type de réaction particulier sous les mêmes conditions données. Dans la pratique, ce comportement traduit une capacité d'utilisation plus ou moins bonne du milieu par les différents génotypes.

DISCUSSION

A. — *Structures des causes de la compétition*

1. *Structure simple.*

Dans un premier article, nous avons montré qu'un caractère d'agressivité, la précocité de montaison déclenchée artificiellement, pouvait conditionner la compétition dans un peuplement en mélange. Il est évident que plusieurs caractères ayant cette propriété sont à tout moment exprimés chez un génotype donné et nous appelons leur résultante, la potentialité génotypique à l'agression. Quand les génotypes, qui diffèrent par certaines de ces caractéristiques sont mis en mélange, plusieurs caractères peuvent ne pas paraître agressifs, parce que le seuil au-delà duquel apparaît la contrainte, n'est pas encore atteint. Par ailleurs, quand un caractère est présent au même niveau chez tous les génotypes en mélange, la contrainte, ainsi créée, appartient à celle d'une culture pure, ce cas est exclu des discussions de ce texte et fait l'objet d'un article ultérieur.

L'inégalité de l'expression d'un caractère, au moins chez les génotypes en mélange, est donc nécessaire pour créer le phénomène de compétition intergénotypique. Ce caractère qui agit comme une cause, est appelé un caractère actif et l'ensemble de ceux-ci dans un peuplement en mélange constitue ainsi la « structure des causes » du phénomène de compétition.

La structure initiale des causes de notre première expérience est évidemment simple, elle n'est représentée que par la différence des hauteurs. Nous avons réussi à déceler son action par l'analyse discriminatoire ; ce qui prouve que la structure des causes est décomposable en éléments constituants et réciproquement qu'il n'y a qu'un caractère d'agressivité actif parmi les autres.

2. *Explications au sujet des méthodes utilisées dans ces travaux.*

A ce propos, nous jugeons opportun de tracer ici les principes qui nous amènent à concevoir les méthodes utilisées dans nos travaux. En effet, dans un cas particulier, un caractère d'agressivité déclenche la compétition et en rend actifs d'autres. Cependant, ce rôle d'initiation ne se limite pas exclusivement à des caractères morpho-physiologiques de nature génétique d'expression permanente, mais aussi tout simplement à des différences phénotypiques temporaires comme la grosseur des embryons, la taille, le nombre des talles au moment de repiquage etc... Ces différences individuelles, qui constituent ainsi l'essentiel de la théorie du « capital initial » sur la compétition devraient être efficacement contrôlées. Dans ce but, le recours à l'utilisation des clones, à une sélection parfois répétée pour l'uniformité phénotypique lors du repiquage, ont pour but de minimiser les erreurs dues à des différences initiales. Le nombre important d'observations correspond d'ailleurs à nos intentions de contrôler les causes phénotypiques. Il en résulte ainsi que nos causes sont des caractères d'agressivité d'expression génétique et permanente.

3. *Structure complexe des causes de la compétition.*

Le déclenchement de la compétition par un caractère d'agressivité ou par des différences phénotypiques entraîne des modifications plastiques des caractères. Ceci augmente progressivement la complexité de la structure des causes, en induisant des différences sur les caractères initialement inactifs, au point qu'ils deviennent actifs. Dans notre expérience, l'équation $Z(b)$ montre que la longueur des racines, en plus de la hauteur, est active et contribue conjointement à créer le phénomène de compétition. Cette variation, au cours du temps, démontre l'aspect momentané de la structure des causes. Une ou plusieurs causes nouvelles peuvent venir constamment s'y ajouter ou se substituer à d'autres.

4. *Importance du rôle de chacune des causes.*

D'ailleurs, à partir des coefficients attachés à chacun des facteurs, nous pouvons juger l'importance relative du rôle que chacun joue dans la compétition. Ce qui permet de limiter nos discussions aux plus importants et de les considérer comme les causes principales.

5. *Complexité de la structure des causes dans la nature.*

Si nous essayons d'étendre cette idée de structure à une situation où plusieurs espèces ou génotypes qui diffèrent par beaucoup de caractères sont étudiés et ceci

pendant une période très longue, le phénomène de compétition devient si complexe que l'on arrive difficilement à comprendre la nature et le *modus operandi* du phénomène.

B. — *Sensibilités des caractères d'agressivité*

Cette complexité est encore accrue par les sensibilités différentes des caractères, en rapport avec leurs réponses différentielles aux contraintes créées conjointement dans le milieu. Ces sensibilités se traduisent d'abord par une phase de modifications plastiques, tendant à une meilleure adaptation aux nouvelles conditions du milieu. Le développement de l'action d'un caractère peut être entravé ; ce dernier peut même perdre sa signification d'agressivité normale, quand des contraintes suffisantes existent. On constate ainsi une balance dans l'expression des caractères, l'expansion de l'un peut être condamnée au profit de celle d'un autre. Un Ray-grass, par exemple, au lieu de taller abondamment, comme s'il était en prairie, prend dans un champ de blé la hauteur de ses compétiteurs.

En somme, les sensibilités sont des caractéristiques de chaque caractère relatives aux contraintes et aux réponses des génotypes à celles-ci. Quand les contraintes dans le milieu, ne sont pas uniformes et sont généralisées en tous les points, ces sensibilités peuvent être entachées d'une grande variabilité entre individus (le carré moyen dû à la déviation dans le tableau 4 est important). Celle-ci vient s'ajouter aux erreurs causées par les différences initiales entre les plantes pour gêner l'interprétation des résultats. On peut constater, à partir du tableau 4, que certains caractères sont beaucoup plus influencés que d'autres par les contraintes créées ; ainsi, le tallage et le poids en vert sont plus sensibles à des modifications plastiques, dues au milieu, que la précocité de montaison et la hauteur. Ceci est en bonne correspondance avec les résultats de YAMADA (1960), concernant la hauteur. Nous pouvons noter qu'au premier groupe des caractéristiques sensibles, appartiennent celles dont le plein développement dépend des ressources en approvisionnement limité dans le milieu, notamment des facteurs concernant la nutrition. Par contre, la précocité de montaison et l'élongation en hauteur dépendent plutôt des conditions physiques et du milieu social, dont la répartition est plus uniforme.

C. — *Modalités d'action des caractères d'agressivité*

L'action des génotypes dans la compétition suit peut-être la même modalité, mais varie en intensité comme le montrent les deux équations Y_A et Y_B avec les génotypes A et B (expérience 3). Une oppression très nette s'est fait sentir dès le premier traitement azote chez le génotype A, qui est normalement plus fort. Nous pouvons constater, d'après le tableau 5 et l'équation de Y_B que la courbe marque d'abord une légère hausse, indiquant une absence de compétition.

A notre avis, trois états, indépendance, coopération ou neutralité peuvent l'expliquer. Dans une association végétale, en effet, ces trois types de relations peuvent exister. Nous entendons par indépendance, l'état où les contraintes sont d'un niveau semblable à celles ressenties dans une culture isolée et n'ont pas d'action sur un des membres ni sur l'ensemble de la communauté. Si le niveau de contrainte, créé par un génotype, est utile à l'autre, ou mutuellement, il y a coopération dans le mélange.

S'il y a contrainte créée par l'un, mais qu'elle ne s'oppose pas aux développements des autres et réciproquement, l'association est neutre.

Dans la réalité, le mélange entre certaines limites, peut stimuler d'abord la croissance et le développement ; ceci explique le fait que certains chercheurs y ont trouvé un rendement plus élevé. C'est pour cette raison qu'on peut obtenir une meilleure utilisation du milieu en culture associée.

Au fur et à mesure de l'intensification de l'expression, les contraintes atteignent le seuil nuisible pour conditionner l'oppression de l'un des associés, ceci est traduit dans la courbe de l'équation Y_B par une décroissance abrupte.

L'oppression pourrait finalement aboutir à l'élimination complète, comme cela apparaît dans nos expériences (tabl. 5) ou à un arrêt de croissance, selon la nature de l'agression.

CONCLUSION

La vie dans une communauté se présente donc comme un perpétuel ajustement plastique et démographique.

Pour s'y maintenir une place, chacun des membres doit être pourvu d'un certain nombre de caractères morpho-physiologiques d'agressivité pour contrebalancer ceux des autres associés ou au moins pour s'y adapter. L'ensemble de ces caractères constitue ainsi l'aptitude générale à la compétition d'un génotype ou la compétitivité génotypique.

Il s'avère évident que celle-ci, au niveau d'une communauté, dépend d'abord de la constitution génique. Mais l'expression de celle-ci est modelée par l'environnement physique et biologique. Ce modèle crée lui-même des réactions dans le milieu et sur les individus voisins, joue ainsi en retour sur son propre devenir.

Cet ajustement plastique et démographique de la vie végétale dans une communauté joue certainement un rôle très important dans l'évolution dans le temps et l'espace, rôle dont on n'a peut-être pas suffisamment tenu compte. Nous allons aborder, au fur et à mesure de l'avancement de nos études, certains aspects de ce rôle, ainsi que quelques applications.

Reçu pour publication en juillet 1969.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier vivement M. Yves DEMARLY, Directeur de Recherches et M. Paul MANSAT, Maître de Recherches pour leur aide constante dans la conception, la réalisation et la rédaction de ce travail effectué au sein de la Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A., Lusignan (Vienne).

SUMMARY

STRUCTURES, SENSIBILITIES AND EXPRESSIONS OF AGRESSIVITY CHARACTERS

To study various aspects of agressivity characters in the competition phenomenon, three experiments were carried out with perennial rye-grass (*Lolium perenne* L.) meadow fescue (*Festuca pratensis* L. and white clover (*Trifolium repens* L.). Analyses of results brought about these following conclusions :

1° For the most part, several characters (which are, altogether called structure of causes) acted as a whole in a mixed culture to give rise to the phenomenon. This structure evolved and change with time and environments. At two growth periods, this was decomposed into its constituant elements and the importance of the role attributed to each one was determined.

2° The influence of the medium pressure on various agressivity characters varied with their nature. In this respect, plant height, earliness in heading were not very dependant, while tillering and resulting weight were significantly affected.

3° Finally, the efficiency and the action patterns of a character were related to its expression intensity. Several levels of experimental conditions were used for possible gradual developement of a character, a period of independence and cooperation was at first encountered. Then, the phenomenon passed by a critical slope change to end up with complete elimination, in certain cases, of associated genotypes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DONALD C. M., 1963. Competition among Crop and Pasture Plants. *Adv. Agron.*, **15**, 1-118.

GODWIN H., 1965. The beginnings of Agriculture in North West Europe. In : HUTCHINSON J. ed. *Essay on Crop Plant Evolution.* Cambridge University Press., 1-22.

HARPER J. L., 1961. Approaches to the Study of plant competition. *Symp. Soc. exper Biol.*, **15**, 1-39.

NGUYEN VAN J. 1968. Effet de l'extériorisation de la précocité de montaison induite par la vernalisation sur la capacité de compétition. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (4), 391-403.

YAMADA T., HORIUCHI S. S., 1960. On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to intra-plant competition. *8th internation. Grassl. Congr.*, 297-301.

Ann. Amélior. Plantes, 1969, **19** (4), 405-418.

SUR L'AMÉLIORATION DE LA PRODUCTIVITÉ EN FIBRES CHEZ LE CHANVRE (*CANNABIS SATIVA* L.)

M. ARNOUX, J. CASTIAUX et G. MATHIEU [1]

avec la collaboration technique de H. BLAYAC [1], S. MEYNIE et L. CLAPARÈDE

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Montpellier
École nationale supérieure agronomique
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La sélection de géniteurs hautement productifs en fibres est un objectif important des travaux d'amélioration variétale entrepris sur le Chanvre par la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier. Pour simplifier et perfectionner la méthode classique de BREDEMANN, les auteurs ont recherché de nouvelles techniques d'analyses qui permettent :

— de travailler sur un échantillon moyen représentatif de la tige entière, ce qui limite l'importance du matériel végétal à manipuler,

— d'estimer la teneur en fibres d'une plante à partir de la teneur en écorce, ce qui élimine toute extraction bactériologique ou chimique des fibres,

— d'utiliser un critère nouveau, l'*indice de production d'écorce*, permettant le choix d'individus à la fois riches en fibres et productifs en matière sèche, qualités antagonistes, liées par une corrélation négative et forte, ($r = -0{,}8$).

INTRODUCTION

Tandis que son débouché traditionnel dans l'industrie textile est en voie d'extinction totale, le chanvre, *Cannabis sativa* L., connaît aujourd'hui en France un nouvel essor car sa tige entière est maintenant utilisée pour la fabrication de papiers à cigarettes. Favorisée par des techniques d'exploitation entièrement renouvelées permettant la mécanisation de tous les travaux culturaux, cette expansion est par

[1] Ingénieur et technicien de la Fédération nationale des Producteurs de Chanvre, détachés à la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier.

ailleurs rendue possible grâce à l'obtention de variétés homogènes pour le type sexuel. Ces variétés sont seules capables de satisfaire les exigences de l'industrie : elles fournissent en effet une matière première d'une homogénéité que les types dioïques anciens, du fait de l'existence de deux sexes, sont inaptes à assurer.

L'amélioration de ces cultivars papetiers est réalisée par la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier en étroite collaboration avec la Fédération nationale des Producteurs de Chanvre (ARNOUX, MATHIEU, 1969). La sélection de géniteurs hautement productifs en fibres est en particulier un objectif important des travaux entrepris : elle a exigé la mise au point et le perfectionnement de techniques que ce mémoire se propose de rapporter.

EXPOSÉ DU PROBLÈME

C'est dans la zone corticale de la tige que sont localisées les fibres cellulosiques, longues de plusieurs centimètres, fines et souples, qui représentent la matière noble recherchée par l'industrie textile ou papetière et dont il faut améliorer la quantité.

Pour une surface déterminée, la production de fibres résulte de trois paramètres : nombre, poids moyen et teneur en fibres des plantes (la teneur correspond au rapport : poids sec des fibres produites par une tige/poids sec de cette tige effeuillée). L'influence du peuplement à l'unité de surface est très importante : taille et poids d'une tige sont en effet d'autant plus faibles que la densité est plus élevée. Aussi est-il indispensable en sélection, pour apprécier la variabilité génétique, d'obtenir un peuplement homogène et constant. Dans ces conditions, le rendement en fibres dépend seulement du poids et de la teneur en fibres des plantes et le sélectionneur a pour objectif de détecter de façon simple, rapide et précise les individus présentant, pour ces deux paramètres, les valeurs les plus élevées. Il doit pour cela :

— manipuler un très grand nombre de tiges d'une longueur de l'ordre de 3 m,

— extraire les fibres de chacune de ces tiges par rouissage bactériologique ou par dégommage chimique, opérations longues et délicates et sources d'erreurs expérimentales parfois importantes,

— tenir compte enfin, dans ses analyses et son choix, de l'antagonisme existant entre les valeurs des deux caractères étudiés, c'est-à-dire le poids et la teneur en fibres d'une tige. Il est apparu en effet qu'une corrélation forte et négative ($r = -0{,}8$), hautement significative, liait ces deux composantes du rendement. En fait, l'antagonisme entre le poids de la plante et la quantité de fibres produites n'est sans doute pas une réalité biologique ; il résulte vraisemblablement de l'emploi du critère « teneur en fibres » défini ci-dessus, dont l'expression arithmétique fait intervenir le facteur « poids de tige » au dénominateur. De toute façon, le choix systématique de « teneurs » élevées aboutit indirectement à réduire la taille et le poids des plantes, c'est-à-dire la production de matière sèche, sans pour autant que le rendement en fibres à l'hectare soit toujours amélioré.

De nouvelles techniques ont donc été recherchées dans le but :

— de réduire l'importance du matériel manipulé et de travailler seulement sur un échantillon moyen représentatif de la tige entière,

— d'apprécier la teneur en cellulose de la plante sans procéder à l'extraction des fibres,

— de permettre le choix d'individus à la fois riches en fibres et vigoureux, c'est-à-dire productifs en matière sèche.

Les différentes étapes de ces recherches, ainsi que leurs résultats, vont être successivement exposés.

DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Nombreux ont été les travaux consacrés à la recherche d'une analyse précise et d'une amélioration génétique efficace de la teneur en fibres des tiges de chanvre. En Europe, les études les plus récentes et les plus importantes sur ce sujet ont été publiées :

— en Allemagne par NEUER *et al.* (1946), HUHNKE *et al.* (1950), VON SENGBUSCH (1956) ;

— en Bulgarie par TSCHANEV (1950) ;

— en Hongrie par JAKOBEY (1953 *a* et *b*, 1959) et BOCSA (1956, 1968) ;

— en Italie par CRESCINI (1937), BARBIERI (1957), BELLINI (1958), ALLAVENA (1961) ;

— en Roumanie par CEAPOIU (1940, 1948, 1958), PUSCAS (1944, 1947), BILCESCU (1965) ;

— en U.R.S.S. par SENCZENKO (1957).

Tous ces travaux ont une base commune : ils ne sont en effet le plus souvent que des étapes successives dans le perfectionnement ou l'adaptation d'une méthode mise au point en Allemagne par BREDEMANN, exposée pour la première fois en 1922, sans cesse améliorée ensuite par ce même chercheur (1942, 1952) et dont les principes sont encore admis actuellement.

Par la séparation mécanique et la pesée des écorces primaires et secondaires d'une tige, puis l'extraction chimique et la pesée des fibres que renferme chacun de ces deux types d'écorce, BREDEMANN obtient des données sur la proportion respective de ces différents éléments au sein de la plante. Ces données sont ensuite analysées à l'aide d'abaques permettant finalement le choix d'individus élites pour leur teneur en fibres.

Cette méthode, modifiée ou adaptée par différents chercheurs, a fourni d'excellents résultats et a permis d'améliorer de façon importante le pourcentage en fibres des types dioïques pour lesquels d'ailleurs elle a été conçue. Employée également pour des formes monoïques, mais sur une échelle plus réduite (VON SENGBUSCH 1956), elle a permis également l'obtention de souches riches en filasses. Il a paru cependant utile d'essayer de la simplifier ou de la perfectionner encore et, dans le cadre des travaux de sélection réalisés en France sur les cultivars monoïques, d'entreprendre des recherches pour apporter une solution aux principaux problèmes précédemment exposés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Plus de 20 000 plantes, appartenant aux quatre principaux cultivars monoïques suivants : *Fibrimon 21, Fibrimon 24, Fibrimon 56, C 63,* ont été examinées une à une.

Dans tous les cas les tiges sont effeuillées, séchées en étuve et pesées à siccité totale. Puis l'extraction des fibres est faite en deux temps :

a) *extraction de l'écorce* par laminage à sec et à chaud de la tige entre deux cylindres métalliques lisses, maintenus l'un contre l'autre par des ressorts dont la tension est réglée en fonction de l'épaisseur de la tige ; le travail est ensuite achevé à la main.

b) *extraction des fibres* contenues dans l'écorce par la méthode BREDEMANN-VON SENGBUSCH. Il s'agit d'un traitement chimique par une solution à 3 p. 100 de soude caustique (NaOH), dans un autoclave maintenu à une pression de 2 kg pendant 3 heures. Les fibres obtenues sont ensuite rincées abondamment, mises à tremper pendant 3 minutes dans une solution à 1 p. 100 d'acide chlorhydrique, rincées à nouveau à grande eau, puis séchées et pesées à siccité totale. Dans tous les cas, seules les « fibres totales » ont été prises en considération. L'écorce de chanvre peut en effet contenir deux types de fibres : les unes sont longues et fines, toujours présentes et classiquement qualifiées de primaires. Les autres résultent d'une activité tardive du cambium, qui induit un épaississement de la tige après la fin de l'élongation : ce sont les fibres secondaires. Plus courtes et plus grossières elles sont situées sur la face interne de l'écorce et se rencontrent surtout à la base des tiges ; certaines variétés, appréciées dans l'industrie textile, en sont dépourvues.

Pour chaque plante examinée, les poids secs de tige, de bois, d'écorce et de fibres ont été enregistrés. Les rapports existants entre chacun de ces éléments pris deux à deux ont été considérés, et de très nombreux coefficients de corrélation, totale ou partielle, ont été calculés. La teneur en écorce ou en fibres de la tige est exprimée dans tous les cas, comme indiqué précédemment, par le rapport du poids sec de l'écorce ou des fibres au poids sec de la tige effeuillée.

RÉSULTATS

1. *Recherche d'un échantillon représentatif de la tige entière*

Cette étude a porté sur deux cultivars : *C. 63* et *Fibrimon 56*. Les résultats enregistrés sont strictement comparables dans les deux cas ; aussi n'exposera-t-on que ceux obtenus sur *C. 63*.

La proportion relative des différents éléments constitutifs de la plante, depuis la base jusqu'au sommet, a tout d'abord été systématiquement analysée. Pour cela, après avoir été réparties en quatre classes de hauteur, toutes les tiges ont été coupées en dix fragments égaux, chacun d'eux correspondant donc à 10 p. 100 de la longueur totale. Tous ces fragments ont ensuite subi les opérations précédemment citées : pesée, écorçage, défibrage, etc.. 480 plantes ont ainsi été analysées et les résultats qu'elles ont fournis sont regroupés dans le tableau 1.

Ainsi donc, depuis la base jusqu'au sommet d'une tige, quelle que soit sa hauteur :

— la proportion de bois décroît constamment,

— les teneurs en écorce et en fibres totales augmentent et atteignent leur valeur la plus élevée au sommet,

— la teneur en fibres de l'écorce ne varie que très peu.

TABLEAU I

Proportion moyenne, depuis la base jusqu'au sommet, des différents éléments constituant une tige de chanvre

Classes de hauteur	Pourcentages observés	Fragments de tige en p. 100, depuis la base (0) jusqu'au sommet (100)									
		0-10 (%)	10-20 (%)	20-30 (%)	30-40 (%)	40-50 (%)	50-60 (%)	60-70 (%)	70-80 (%) (1)	80-100 (%) (1)	Moyenne pour la tige
250 à 300 cm	teneur en bois	82,7	80,5	78,7	79,0	77,8	78,1	77,1	75,0		79,0
	teneur en écorce	17,0	19,5	21,2	20,9	22,2	21,9	23,5	25,0		21,0
	teneur en fibres	8,4	10,1	10,7	11,0	11,8	11,2	11,6	12,3		10,7
	teneur en fibres de l'écorce	49,3	51,8	50,4	52,4	53,3	51,0	49,2	49,2		50,8
300 à 350 cm	teneur en bois	85,0	83,5	82,7	80,9	80,1	79,7	77,6	77,4	77,1	81,3
	teneur en écorce	15,0	17,2	17,3	19,1	19,7	20,3	22,5	22,6	22,9	18,7
	teneur en fibres	8,1	9,2	9,5	10,4	10,6	10,7	11,7	11,1	10,4	9,9
	teneur en fibres de l'écorce	53,9	53,8	57,1	54,3	54,0	52,7	51,9	49,1	45,5	52,8
350 à 400 cm	teneur en bois	87,5	85,6	85,6	84,9	84,3	84,5	83,3	82,4	79,1	84,9
	teneur en écorce	12,5	14,4	14,3	15,2	15,6	15,6	16,7	17,6	20,9	15,1
	teneur en fibres	6,7	7,6	7,6	8,1	8,4	8,5	8,9	9,1	9,6	8,0
	teneur en fibres de l'écorce	54,0	53,1	52,7	53,6	53,7	54,1	53,4	51,6	51,6	52,9
400 à 450 cm	teneur en bois	87,9	86,3	86,4	86,1	85,9	85,8	85,5	84,9	82,9	86,2
	teneur en écorce	12,0	13,6	13,6	13,9	14,0	14,2	14,5	15,0	17,1	13,8
	teneur en fibres	6,4	7,3	7,1	7,5	7,5	7,3	7,5	7,9	8,6	7,2
	teneur en fibres de l'écorce	52,8	53,3	52,2	53,8	52,9	51,7	51,7	52,4	50,3	52,6

(1) La faible importance des deux derniers tronçons a conduit à les réunir dans un seul et même échantillon.

Ce tableau fournit en outre et accessoirement un exemple de l'antagonisme précédemment signalé entre la taille d'une plante et sa teneur en fibres. Cette dernière valeur décroît en effet constamment lorsque la hauteur de la tige s'élève, puisqu'elle passe de 10,7 p. 100 pour la classe 2,50 m-3 mètres à 7,2 p. 100 pour la classe 4 m-4,50 mètres.

D'une façon générale, pour chaque caractère et dans chaque classe, les moyennes relatives à la tige entière se retrouvent dans une zone comprise entre 20 et 50 p. 100 de la longueur totale et tout particulièrement dans le tronçon correspondant à la fraction située entre 30 et 40 p. 100. En conséquence, la décision a été prise de considérer cette portion de la plante comme suffisamment représentative, et de concevoir le prélèvement dans cette zone d'un fragment destiné à devenir l'échantillon moyen de la tige entière.

En pratique, ce prélèvement est fait à partir du milieu de la tige et au-dessous de ce point facile à déterminer. Pour normaliser l'opération, la longueur à prendre a été fixée à 15 p. 100 de la hauteur totale, ce qui aboutit à l'obtention de fragments compris en général entre 30 et 60 centimètres.

La validité de cette décision a été vérifiée par l'étude des corrélations existant entre les caractéristiques de la plante entière et celles du fragment-échantillon. Pour cela différents coefficients de corrélation partielle ont été calculés à *poids constant de tige* ; les plus importants sont les suivants :

poids d'écorce	de la tige	—	poids d'écorce	de l'échantillon :	$r = + 0{,}81$
poids de fibres	de la tige	—	poids de fibres	de l'échantillon :	$r = + 0{,}91$
teneur en écorce	de la tige	—	teneur en écorce	de l'échantillon :	$r = + 0{,}73$
teneur en fibres	de la tige	—	teneur en fibres	de l'échantillon :	$r = + 0{,}72$

Tous ces coefficients sont hautement significatifs. Cette fraction de tige peut donc être utilisée valablement à la place de la tige entière ; son prélèvement systématique dans une même zone de la plante, fonction de la hauteur totale et toujours proportionnel à la longueur, permet en outre de comparer des tissus d'âge et de formation équivalents.

2. *Recherche d'un critère corrélatif de la teneur en fibres des tiges* (permettant de supprimer le rouissage bactériologique ou le dégommage chimique)

Estimer la teneur en fibres d'une tige sans extraire ces fibres, implique la recherche d'un critère lié à cette caractéristique et facilement obtenu à partir de la simple mesure d'une autre variable de la tige.

Plusieurs milliers d'individus, appartenant aux quatre cultivars précités, ont été examinés et les différents éléments de leur tige mesurés. Puis le degré de liaison des différentes variables représentées par ces éléments a été calculé, aboutissant à l'obtention de nombreux coefficients de corrélation. Certains d'entre eux, en relation directe avec l'objectif poursuivi, sont rapportés dans le tableau 2.

Puis, pour éliminer les variables liées, les coefficients de corrélation partielle intéressant les teneurs en écorce et en fibres, ont été ensuite calculés :

a) *à poids constant de tige*

poids de fibres — poids d'écorce : $r = + 0,85$
teneur en fibres — teneur en écorce : $r = + 0,81$

b) *à poids constant de bois*

poids de fibres — poids d'écorce : $r = + 0,66$
teneur en fibres — teneur en écorce : $r = + 0,70$

TABLEAU 2

Degrés de liaison des différents éléments constitutifs de la tige de chanvre

Variables	Coefficients de corrélation : r
Poids de tige — poids d'écorce....	+ 0,97
Poids de tige — poids de fibres...	+ 0,94
Poids de bois — poids d'écorce....	+ 0,96
Poids de bois — poids de fibres...	+ 0,95
Poids d'écorce — poids de fibres...	+ 0,97
Teneur en écorce — teneur en fibres	+ 0,91

Tous ces coefficients sont hautement significatifs et les derniers cités confirment les premiers : le poids total de la plante est en effet en liaison directe avec le poids du bois que celle-ci renferme.

Dans une tige, les quantités d'écorce et de fibres sont donc étroitement liées et varient de façon identique. Il en est de même pour les teneurs en écorce et en fibres comme l'indique la corrélation forte et positive ($r = + 0,81$) existant entre ces deux variables pour une tige d'un poids donné.

Des résultats identiques sont par ailleurs obtenus en ne considérant que l'échantillon moyen précédemment défini. Pour ce dernier, les coefficients de corrélation partielle, calculés à poids constant de tige, sont également positifs et hautement significatifs, comme dans le cas du type *C 63* par exemple :

poids de fibres — poids d'écorce : $r = + 0,78$
teneur en fibres — teneur en écorce : $r = + 0,69$

La teneur en fibres peut donc être valablement appréciée par la teneur en écorce et cette appréciation conserve toute sa valeur lorsqu'un fragment réduit de la tige, l'échantillon moyen, est seulement examiné. En conséquence, et tout au moins pour un travail de sélection portant sur de nombreux individus dont il faut juger la valeur relative, il apparaît inutile de procéder à une extraction bactériologique ou chimique des fibres : celle-ci peut être remplacée par un écorçage mécanique ou manuel, opération à la fois plus simple et plus rapide.

La teneur en fibres est alors estimée et analysée à partir du rapport poids sec d'écorce/poids sec de tige, aisément obtenu à partir de deux pesées seulement.

Tous les travaux ont donc été par la suite réalisés sur la variable « écorce » et, dans ce mémoire, fibres ou écorce, teneur en fibres ou teneur en écorce, seront considérées indifféremment car ces éléments varient dans le même sens.

3. *Recherche de géniteurs riches en fibres et productifs en matière sèche*

Dans le cas d'un peuplement constant et en tenant compte des données nouvelles exposées ci-dessus, la sélection d'individus élites productifs en matière sèche et en fibres, repose sur deux critères : poids de la tige et teneur en écorce de cette tige : tous deux doivent présenter des valeurs aussi élevées que possible.

Or la teneur en écorce et les principaux facteurs du poids de la tige sont en nette opposition et sont liés par des corrélations négatives, hautement significatives, dont quelques exemples sont donnés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Degrés de liaison entre la teneur en écorce et les principaux facteurs de la productivité en matière sèche

	r
a) *Corrélations totales.*	
Teneur en écorce — poids de la tige	— 0,60
Teneur en écorce — hauteur de la tige	— 0,47
Teneur en écorce — diamètre de la tige	— 0,51
Teneur en écorce — poids d'écorce de la tige .	— 0,51
b) *Corrélation partielle à poids constant de tige.*	
Teneur en écorce — teneur en bois	— 0,70

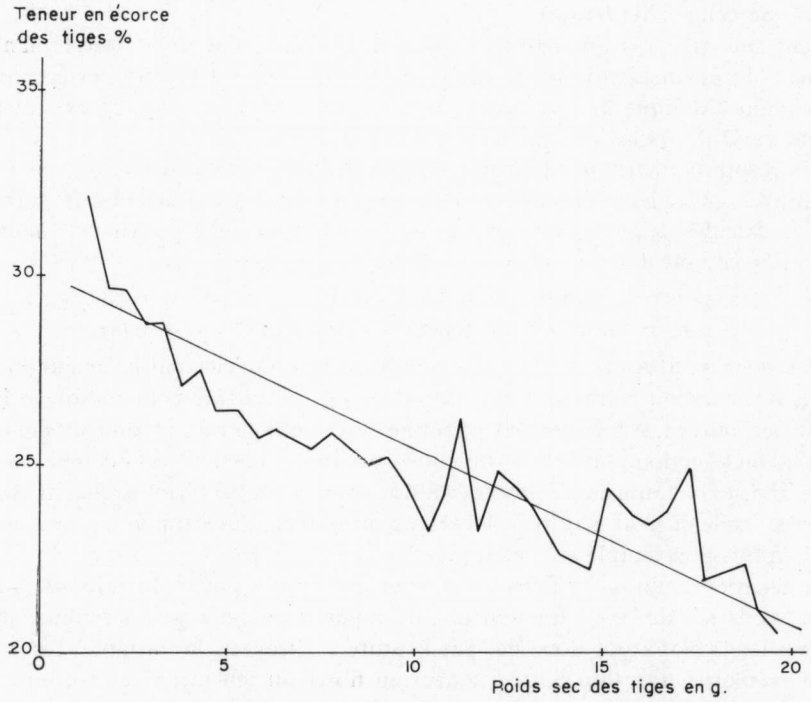


FIG. 1. — *Évolution de la teneur en écorce en fonction du poids de la tige*

Ainsi, lorsque la hauteur, le diamètre, la proportion de bois et finalement le poids de la tige augmentent, la teneur en écorce (ou en fibres) de celle-ci diminue. Ce phénomène est caractérisé par la droite de la figure 1, où apparaît également la courbe de la teneur moyenne en écorce de chaque classe de poids de tiges d'une souche de *Fibrimon 56*.

En conséquence, le choix systématique d'individus à haute teneur en écorce risque de réduire indirectement la production de matière sèche, par diminution de la vigueur, c'est-à-dire de la taille et du poids des plantes : or le poids est la première composante du rendement en écorce (ou en fibres). Dès lors, en sélection, la teneur en écorce ne peut être considérée comme une caractéristique simple, définie par une valeur absolue, et la recherche d'un autre critère qui ne soit pas antagoniste de la vigueur s'avère indispensable.

Les études entreprises ont permis de constater qu'une corrélation forte et positive, hautement significative ($r = + 0{,}9$), existe entre le poids d'écorce et le produit hauteur $\times$ diamètre médian d'une tige ; celui-ci représente en fait, à une constante près (π) et si l'on néglige sa forme conique, la surface externe de la tige déroulée à partir d'une génératrice, comme l'illustrent les schémas de la figure 2. La quantité d'écorce apparaît ainsi d'autant plus élevée que la surface de la tige est plus grande. Cette superficie toutefois ne représente qu'un élément du rendement en écorce, car l'épaisseur et la densité de celle-ci doivent également être considérées ; finalement le poids sec d'écorce peut être assimilé au produit :

hauteur $\times$ diamètre médian $\times$ (épaisseur $\times$ densité).

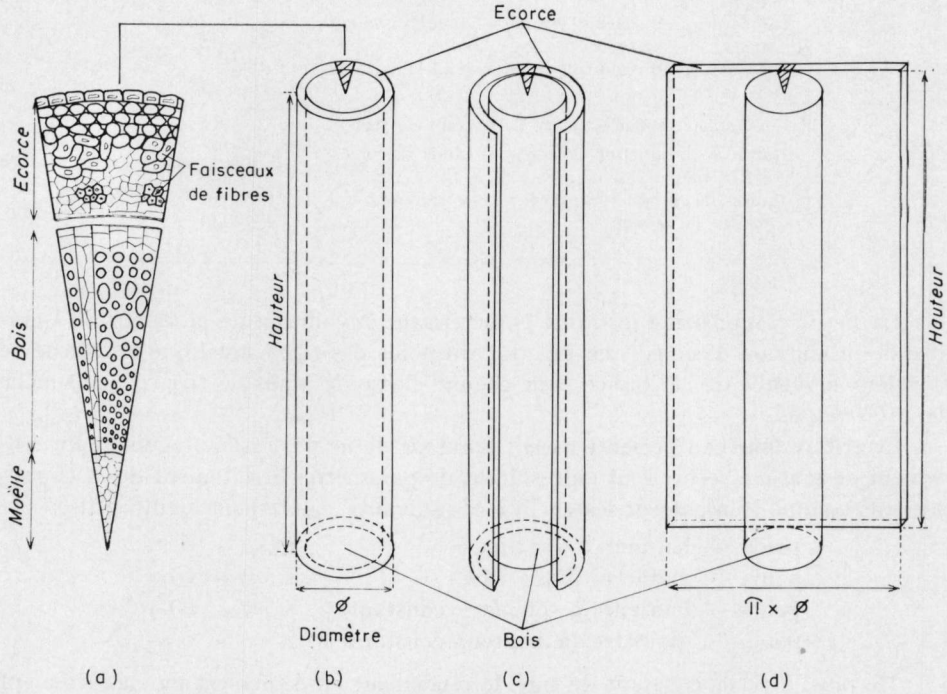


FIG. 2. — *Fragment d'une tige de chanvre*
a) schéma d'une section transversale ;
b, c, d) schémas illustrant le déroulement de la surface externe de l'écorce

Or, l'estimation du facteur (épaisseur × densité) semble possible en calculant la quantité d'écorce fournie par une unité de surface constante et bien déterminée de la tige, le centimètre carré par exemple. Cette donnée permet d'exprimer alors, sous une autre forme, la teneur qui s'est révélée antagoniste de la production en matière sèche. Un nouveau critère a été ainsi adopté, caractérisé par le rapport poids sec d'écorce/surface de la tige, celle-ci résultant du produit hauteur × diamètre médian. Ce critère est qualifié d'« indice de production d'écorce ».

L'étude de très nombreuses plantes de différents cultivars a permis de constater ensuite que cet indice est lié de façon positive et étroite avec les différents facteurs de la productivité en tiges et en écorce, comme le montrent les quelques exemples de coefficients de corrélation, hautement significatifs, rapportés par le tableau 4.

TABLEAU 4

Degrés de liaison entre l'« indice de production d'écorce » et les principaux facteurs de la productivité en matière sèche

	r
a) *Corrélations totales*	
Indice de production d'écorce — poids de la tige	+ 0,53
Indice de production d'écorce — hauteur de la tige	+ 0,53
Indice de production d'écorce — diamètre de la tige	+ 0,54
Indice de production d'écorce — poids d'écorce de la tige	+ 0,66
b) *Corrélations partielles* (à poids constant de tige)	
Indice de production d'écorce — poids d'écorce de la tige	+ 0,72
Indice de production d'écorce — teneur en écorce de la tige	+ 0,54

La figure 3 représente la droite caractérisant l'évolution de la valeur de l'« indice de production d'écorce » en fonction du poids des tiges, ainsi que la courbe de la valeur moyenne de cet indice pour chaque classe de poids de tiges d'une souche de *Fibrimon 56*.

Ce critère nouveau présente ainsi l'avantage de ne pas être antagoniste du rendement en matière sèche, tout en résultant de paramètres étroitement liés à ce rendement, comme le montrent les coefficients suivants, hautement significatifs :

poids — hauteur d'une tige : $r = + 0{,}86$
poids — diamètre d'une tige : $r = + 0{,}92$
poids — hauteur (à diamètre constant) : $r = + 0{,}54$
poids — diamètre (à hauteur constante) : $r = + 0{,}80$

De plus, à poids constant de tige, le rendement en écorce est moins fortement lié à la teneur ($r = + 0{,}26$) qu'il ne l'est avec l'indice établi ($r = + 0{,}72$), ce qui confère à ce dernier une valeur supérieure et permet de l'employer dans la recherche

de géniteurs productifs en écorce. Cet indice varie cependant dans le même sens que la vigueur ; aussi convient-il, pour séparer les différences héréditaires des fluctuations imputables au milieu, de constituer pour chaque descendance des classes de taille ou de poids et d'effectuer les analyses au sein de chacune de ces classes.

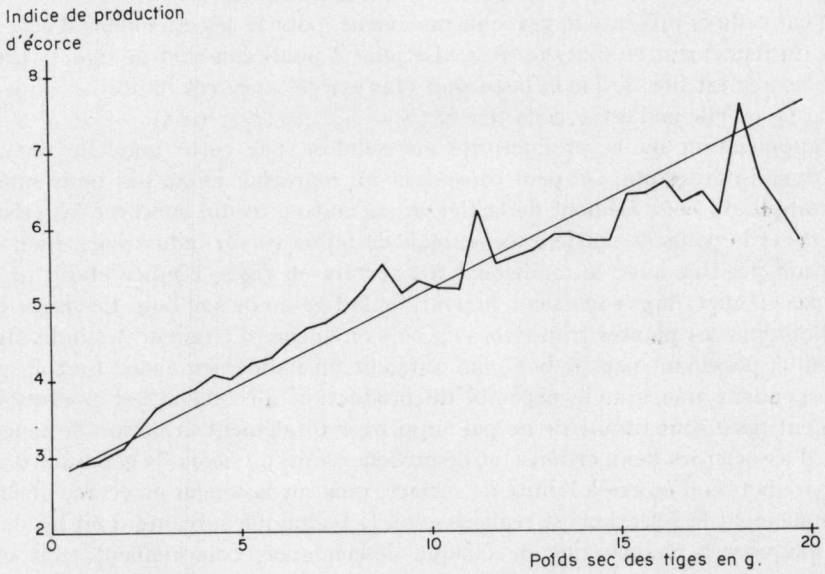


FIG. 3. — *Évolution de l'« indice de production d'écorce » en fonction du poids de la tige*

En résumé, la recherche de géniteurs à haute teneur en fibres et productifs en matière sèche peut donc être conçue en utilisant un indice nouveau qui définit la production d'écorce à l'unité de surface de la tige. Cet indice est obtenu à partir du rapport poids sec d'écorce/hauteur × diamètre médian de la tige. Il peut caractériser la richesse en écorce d'une plante et présente l'avantage de varier dans le même sens que la production en matière sèche ; il supprime ainsi les difficultés analytiques résultant de l'antagonisme entre cette production et la teneur en écorce. Il conserve enfin toute sa valeur lorsque l'échantillon représentatif de la tige entière, défini précédemment, est seulement utilisé : dans ce cas, la hauteur correspond à la longueur du fragment considéré, tandis que le diamètre est mesuré au milieu de ce fragment.

DISCUSSION. CONCLUSION

Les résultats des études précédentes permettent donc de concevoir l'analyse de la teneur en fibres d'une plante de chanvre :

— sur un fragment bien défini de la tige seulement, ce qui limite l'importance du matériel végétal à manipuler,

— à partir de la teneur en écorce, ce qui élimine les processus d'extraction des fibres par voie chimique ou bactériologique.

Ces résultats autorisent ensuite l'emploi d'un critère nouveau pour la recherche d'individus hautement productifs en fibres. Ce critère est un indice de la quantité d'écorce produite à l'unité de surface de la tige ; il est calculé à partir de trois données aisément mesurables : hauteur, diamètre et poids d'écorce d'une tige. En relation directe avec la vigueur, il peut être substitué à la notion de teneur en écorce (ou en fibres), car celle-ci présente le grave inconvénient, pour le sélectionneur, d'être antagoniste du rendement en matière sèche. De plus, à poids constant de tige, la production en écorce est liée de façon beaucoup plus étroite avec cet indice : $r = + 0{,}72$ ($p < 0{,}01$), qu'elle ne l'est avec la teneur : $r = + 0{,}26$ ($p < 0{,}05$).

L'appréciation de la productivité en cellulose par cette nouvelle technique paraît donc intéressante. On peut cependant lui reprocher de ne pas tenir suffisamment compte du bois, élément de la tige important en ce qui concerne la résistance à la verse et le poids de matière sèche, mais de faible valeur industrielle. Bien qu'en corrélation positive avec le rendement à l'hectare en tiges, l'indice établi ne comprend pas en effet, dans son calcul, le poids de la tige ou de son bois. Le risque existe donc d'obtenir des plantes trop riches en bois ou encore d'éliminer des individus de forte taille, possédant peu de bois, qui auraient un indice peu élevé, tout en possédant cependant une grande capacité de production d'écorce. C'est pourquoi il a finalement paru souhaitable de ne pas supprimer totalement la notion de teneur en écorce, d'associer les deux critères, et de procéder ainsi au choix de géniteurs d'abord sur la production d'écorce à l'unité de surface, puis sur la teneur en écorce de la tige.

Finalement la sélection est réalisée selon la technique suivante dont les modalités, appliquées à chaque tige de chaque descendance, comprennent trois étapes principales :

1. *Examen du matériel végétal*

— prélèvement du fragment échantillon moyen, soit 15 p. 100 de la longueur totale, pris à partir et au-dessous du point médian de chaque tige ;
— mesures de la longueur et du diamètre médian de chaque fragment ;
— séchage à l'étuve jusqu'à siccité totale ;
— pesée de chaque fragment ;
— répartition des fragments d'une même descendance en classes de poids ;
— écorçage à chaud entre deux rouleaux laminoirs ;
— pesée, à siccité totale, de l'écorce de chaque échantillon moyen.

2. *Calculs*

a) pour chaque fragment, au sein de chaque classe :

— indice de production d'écorce = poids d'écorce/longueur × diamètre médian ;
— teneur en écorce = poids d'écorce/poids total.

b) pour chaque classe de poids de chaque descendance :

— moyenne et écart-type de l'indice de production d'écorce ;
— moyenne et écart-type de la teneur en écorce.

3. *Analyse*

Un graphique est ensuite établi pour chaque descendance ; il comprend en abscisse les classes de poids tandis que l'indice d'une part, la teneur en écorce d'autre

part figurent en ordonnée (ce document regroupe ainsi les exemples donnés séparément dans les figures 1 et 3).

Les points correspondant aux données obtenues pour chaque fragment, lors des calculs précédents, sont ensuite portés sur ce graphique qui reçoit, en outre, les courbes exprimant respectivement la variation des moyennes de la teneur en écorce et de l'indice de production d'écorce augmentées chacune de leur écart-type.

Les points situés au-dessus des deux courbes correspondent alors à des plantes dont l'indice de production d'écorce et la teneur en écorce sont élevés : ils permettent ainsi le choix de géniteurs élites à la fois productifs en matière sèche et riches en fibres.

Reçu pour publication en août 1969.

SUMMARY

ON THE IMPROVEMENT OF PRODUCTIVITY IN HEMP (« CANNABIS SATIVA » L.)

Within the framework of studies undertaken to improve the cellulose productivity of paper-making hemp cultivars the authors have sought to simplify and perfect the techniques for analysing the fibre content of the stems.

First, by examining numerous plants divided into four classes of height and each cut into ten equal parts, it was possible to determine a zone in which was to be found the average content of the various elements making up the stalks : wood, bark, fibres (table 1). Situated between 30 and 40 p. 100 of the length, this zone enabled us to take a representative sample of the average content of the whole stem., a great saving in the amount of vegetable matter to be handled. In practice, to locate the sampling zone, fixed at 15 p. 100 of the total height, one should find the middle of the stem and cut from that easily-determined point downwards.

The authors then sought a correlative standard for the plant's fibre content, with a view to improving that value without recourse to bacteriological or chemical extraction of the fibres. In this way it emerged that production of bark and production of fibre on the one hand, and bark and fibre contents on the other, are closely allied and vary in the same direction, as is indicated by the positive and highly significant correlation coefficients in table 2. Consequently, and at least for the task of selecting from the numerous individuals whose relative value must be estimated, fibre extraction is no longer indispensable : it can be replaced by mechanical or manual decortication, which is both quicker and easier. The fibre content is then analysed according to the dry weight of bark/dry weight of stem ratio, information easily acquired from two weighings.

Finally, to allow for the antagonism existing between the weight and the fibre content of a stem, illustrated by table 3 and figure 1, and characterized by a negative and highly significant correlation coefficient ($r = -0{,}80$), a new index has been put forward. This index, closely connected with the principal factors of the dry matter yield (table 4 and fig. 3), makes it possible to calculate the production of bark per unit of stem surface, unfolded by a generating line, as seen in the diagrams of fig. 2. It is derived from the ratio : dry weight of bark/surface of stem, obtained from the product of height $\times$ median diameter. The production index of bark used together with the bark content makes it possible to discover which parents are productive of dry matter and rich in fibres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLAVENA D., 1961. Metodo BREDEMANN per la determinazione della resa in fibra della canapa a scopo selattivo. *Sementi elette*, **7** (3), 26-35.

ARNOUX M., MATHIEU G., CASTIAUX J., 1969. L'amélioration du chanvre papetier en France. Étude et sélection de la monœcie. Production d'hybrides entre formes dioïques et monoïques. *Ann. Amélior. Plantes* **19** (4), 363-389.

BARBIERI R., 1957. Contributo al miglioramento genetico della canapa. *Sementi elette*, **3** (1), 22-23.

BELLINI P., 1958. Indagini intorno al miglioramento genetico della canapa (*Cannabis sativa* L.) I. Sull' accertamento precoce della quota individuale in tiglio. *Agric. ital*, **4**, 112.

BILCESCU O., 1965. Beitrage zur Bestimmung des Farsergehaltes bei Massenuntersuchungen von Hanf bei der Züchtung auf Farsergehalt. *Z. Pflanzenzucht.*, **54** (3), 206-224.

BOCSA I., BEKE F., 1956. Néhany külföldi Kenderfatja hazai termesztési és nemesitési értèke. *Novénytermelés*, **1**, 39-50.

BOCSA I., 1968. A Kender rosttartalmanak Fokozasara iranyulo nemesites magyarorszagi eredmenyei *Rostnovenyek*, **3**, 12.

BREDEMANN G., 1922. Uber Faserausbentebestimmung bei Hanfzuchtung. *Angew. Bot.*, **4**, 223-233.

BREDEMANN G., 1942. Zuchtung auf hohen Fasergehalt bei Hanf. (*Cannabis sativa* L.) *Züchter*, n° 9.

BREDEMANN G., 1952. Weitere Beobachtungen bei Züchtung des Hanfes auf Fasergehalt. *Züchter*, **22**, 257-269.

CEAPOIU N., GRUITA V., 1940. Contributiuni la studiul anatomic al tesutului fibros de cinepa. *Agr. noua.*, **4**.

CEAPOIU N., 1948. *Contributiuni lu studiul fibrelor de cinepa. Examinarea lor prin metoda anatomica.* Bucarest.

CEAPOIU N., 1958. *Cinepa, Studiu monographic.* Academia Republicü Populare Romîne. 1-734 Bucarest.

CRESCINI F., 1937. Über das Verhalten der mannlichen und weiblichen Pflanzen des Italienischen Hanfes in Bezug an ihre Faser-quantität und qualität. *Züchter*, **7** (5), 130-133.

HUHNKE W. et *al.* 1950. Grundlagen für Zuchtung eines monözischen Hanfes. *Z. Pflanzenzucht.* **29** (1), 55-75.

JAKOBEY I., 1953 *a*. Hancsrosttartalmu növények objektiv ertekelese. *Novènytermelés*, **2**, 144-150.

JAKOBEY I., 1953 *b*. A kenderkoro rosttartalmi értékének meghatarozasa oldalagri utjan. *Növénytermelés*, **4**, 238-247.

JAKOBEY I., 1959. A Kender felületenek és rosttartalmànak összefüggèse. *Kiserl Közl.* L II/A, 15-21.

NEUER H., et *al.*, 1946. Hanfzüchtung. I. Die Steigerung des Faserertrages von Hanf. *Züchter*, **17/18**, 33-39.

PUSCAS M., 1944. Procentul de fibre ca tinta in ameliorarea cînepei. *An. Inst. Cercet. agron Romaniei*, **16**.

PUSCAS M., 1947. Cercetari asupra metodei dê îmbunatàtire a continutului de fibre de la cinepà. Cluj.

SENGBUSCH R., von. 1956. *Le chanvre Fibrimon et Fibridia.* Conférence prononcée au Congrès de la. Confédération Internationale du lin et du chanvre 5-8 juin, Courtrai-Belgique.

SENCZENKO G. I., GOURJI E. S., 1957. Nouvelle méthode de sélection du chanvre (russe). *Len i Konoplja*, **5**, 32-34.

TSCHANEV K., 1950. Selekzia na Konopa, Naucin, Trudore Ser. *Rasteniewodstwo*, **1**, 27-42.

Ann. Amélior. Plantes, 1969, **19** (4), 419-441.

ÉTUDE DE LA COMPATIBILITÉ DE GREFFE DE QUELQUES CULTIVARS DE *PRUNUS ARMENIACA* (KOEHNE) SUR DIVERS TYPES DE *PRUNUS*

I. — Compatibilité des cultivars « Canino » et « Rouge du Roussillon » sur divers clones de « Prunus cerasifera » (Ehrh.) et hybrides interspécifiques

J. DUQUESNE
avec la collaboration technique de R. Bataillon et A. Pomar

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux,
Domaine de la Grande-Ferrade, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'auteur rapporte les résultats d'observations macroscopiques et microscopiques réalisées sur des unions d'âge variable (1, 2 et 5 ans) de deux cultivars d'Abricotier greffés sur vingt-cinq clones de *P. cerasifera* et de pruniers hybrides interspécifiques.

Les coupes microscopiques semblent peu utilisables pour réaliser des travaux de sélection. Par contre, l'observation macroscopique d'unions âgées de trois ans semble prometteuse. Les porte-greffes étudiés sont peu compatibles avec les deux variétés. Un clone de Myrobolan est cependant significativement plus compatible que les autres avec le cultivar *Canino*.

INTRODUCTION

On classe généralement les divers cas d'incompatibilité de greffe en quatre groupes :

1. Incompatibilité totale ; les greffes ne reprennent pas.

2. Incompatibilité foliaire (transloquée) : les métabolites formés par la greffe (spécialement l'amidon) migrent difficilement dans le porte-greffe ce qui amène le déclin et la mort plus ou moins rapide de l'association (quelques mois à quelques

années). Exemple : pêcher greffé sur Myrobolan. Dans ce cas, il n'y a pas de défauts structuraux aux unions et l'incompatibilité n'est généralement pas réciproque.

3. Incompatibilité à l'union : des défauts structuraux apparaissent plus ou moins vite à l'union. Ils ne nuisent généralement pas à la santé de l'arbre mais peuvent amener la rupture de celui-ci au niveau du point de greffe. Ces incompatibilités sont toujours réciproques.

4. Incompatibilité due aux virus qui peut présenter divers aspects :

Mort précoce des greffes peu après leur débourrement (rosettes).

Défauts structuraux précoces aux unions, etc.

Après greffage sur divers types de Prunier, les cultivars d'Abricotier sont fréquemment incompatibles à l'union. A cet égard, ceux qui sont cultivés en France semblent pouvoir se classer en deux groupes :

Les cultivars peu exigeants (*Bergeron, Luizet*) ont des unions solides sur la plupart des porte-greffes pruniers étudiés.

Les cultivars exigeants (*Canino, Rouge du Roussillon*) sont incompatibles sur de nombreux pruniers porte-greffes.

Le porte-greffe prunier étant très utilisé en France dans la culture de l'Abricotier (80 p. 100 des surfaces), il est nécessaire de sélectionner des porte-greffes compatibles avec les cultivars exigeants. Nous rapporterons ici quelques travaux réalisés dans ce but.

Après une description et une étude bibliographique de l'incompatibilité à l'union, nous indiquerons les résultats obtenus (comportement des arbres et qualité des unions, époque d'apparition de l'incompatibilité) dans quelques essais de greffage des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* sur des porte-greffes appartenant au groupe des pruniers Myrobolan et à celui des pruniers hybrides interspécifiques. Nous terminerons par une discussion.

I. — DESCRIPTION ET ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE DE L'INCOMPATIBILITÉ A L'UNION

En observant macroscopiquement après sciage longitudinal, des unions incompatibles d'Abricotier greffé sur Prunier, on peut observer différentes anomalies :

La discontinuité du liber se présente sous forme d'îlots plus ou moins serrés de cellules liégeuses mortes ;

L'involution cambiale s'observe facilement en séparant le cortex et le liber du bois : au niveau de l'union, le cambium est moins actif et s'enfonce dans le bois à la surface duquel on trouve un sillon plus ou moins profond.

La discontinuité du bois est due à la formation dans celui-ci, à la séparation du porte-greffe et du greffon, d'îlots parenchymateux. Ces îlots sont fréquemment colorés en brun, sont plus nombreux dans le bois d'automne et peuvent dans les cas extrêmes former une barrière quasi continue. Ce défaut est le plus grave et l'on considère d'une façon générale dans la bibliographie qu'il est étroitement lié au risque de décollement. La discontinuité du bois présente une très grande variabilité entre les

divers points d'une même union et entre divers arbres d'une même combinaison ce qui fait que pour étudier la qualité d'une association on considère généralement qu'il est préférable de faire une étude macroscopique sur un grand nombre d'unions plutôt qu'une étude microscopique sur un petit nombre (J. HERRERO).

Sur les arbres fruitiers en général, l'incompatibilité à l'union apparaît plus ou moins vite après le greffage. Sur certains pruniers greffés sur Myrobolans, HERRERO (1951) observe dès la fin de la première année de croissance une rupture de la continuité cambiale. Sur Poirier greffé sur Cognassier, l'incompatibilité est nettement visible deux ans après le greffage. Sur ces deux espèces, on considère qu'il y a une corrélation étroite entre la qualité des unions à deux ans et celle obtenus après dix ans de culture en verger (Barbara MOSSE, 1960). Sur Noyer, l'incompatibilité peut apparaître après vingt ans de structure normale (GLENN). LAPINS, travaillant sur quelques cultivars d'Abricotier greffés sur Pêcher, a trouvé, lors de tests de rupture sur des unions de deux ans, une bonne corrélation entre l'aspect rugueux de la rupture et la solidité des arbres en verger. Il trouva également une bonne corrélation entre la discontinuité du liber et l'involution cambiale d'une part, et l'aspect plus ou moins lisse de la rupture d'autre part, ce qui l'amène à penser que l'on peut juger de la qualité d'une association sans détruire l'arbre, par simple observation du liber et de l'involution cambiale.

TABUENCA et HERRERO (1966) ont étudié les unions de six ans de quarante et un cultivars d'Abricotier greffés sur Myrobolan B. Ils constatent que des combinaisons présentant des discontinuités du bois faibles ou nulles décollent au verger. Ils observent dans le bois d'unions discontinues ou non de nouveaux défauts non signalés précédemment :

lignes obscures séparant les bois du porte-greffe et du greffon ;

lignes obscures verticales partant de la ligne d'unions et remontant dans le bois d'abricotier. Ils pensent que ces anomalies sont peut-être la cause du décollement d'unions apparemment continues.

HERRERO (1968), étudiant les unions du cultivar d'Abricotier, *Moniqui*, sur divers clones de Myrobolan, constate que les observations réalisées sur des unions de deux ans donnent des résultats identiques à ceux obtenus lors de l'observation d'arbres de trois ans ou de quatre ans. Il observe également que les unions du cultivar *Canino* se rompent sur les mêmes clones de Myrobolan en l'absence de parenchyme visible dans les unions.

D'une façon générale, on considère que les causes de l'incompatibilité à l'union sont biochimiques. En ce qui concerne le Poirier greffé sur Cognassier, GUR dit que l'incompatibilité est provoquée par la destruction des cellules cambiales par formation d'acide cyanhydrique à partir de la prunasine du Cognassier. BUCHLOCH pense que dans les mêmes combinaisons, l'inhibition de la synthèse de la lignine par des dérivés de l'arbutine est la cause de la faiblesse mécanique des unions. Cette inhibition est extrêmement localisée.

Les causes biochimiques de l'incompatibilité à l'union de l'Abricotier greffé sur Prunier n'ont pas été étudiées à notre connaissance.

II. — EXPÉRIENCES ET OBSERVATIONS RÉALISÉES

A. — ÉTUDE D'UNIONS D'UN AN ET DE CINQ ANS D'ABRICOTIERS « CANINO » ET « ROUGE DU ROUSSILLON »

Matériel et méthodes

En janvier 1963, nous avons planté dans une pépinière de greffage située à l'île d'Arcins (Gironde), vingt-cinq clones de pruniers Myrobolan et hybrides interspécifiques d'état sanitaire satisfaisant ou présumé satisfaisant.

A la même époque, nous avons planté dans une parcelle voisine quelques clones de la pépinière (distance de plantation 1 m × 4 m) pour constitution d'un verger par la méthode du greffage en place.

En août 1963, les arbres de la pépinière furent écussonnés partie avec le cultivar *Canino* partie avec le cultivar *Rouge du Roussillon* et ceux du verger furent greffés avec *Canino*.

En 1964, on nota dans la pépinière et dans le verger le cas de décollements survenus après juillet. Nous considérons en effet que ceux qui surviennent avant cette époque ne sont nullement liés à l'incompatibilité.

En novembre 1964, on fit différentes observations macroscopiques sur les scions d'un an de la pépinière afin de déceler les symptômes d'incompatibilité (4 à 6 arbres observés par combinaison) :

la discontinuité du liber fut observée après enlèvement d'une partie du liber par des prélèvements réalisés tangentiellement et notée suivant un barème de 0 à 10 (la note 0 correspond à une très mauvaise union) ;

la profondeur de l'involution cambiale fut également notée avec un barème identique (la note 1 correspond à une involution de trois millimètres, la note 10 à une involution nulle);

la solidité des unions fut notée en rompant celles-ci avec un appareil dynamométrique mesurant la traction nécessaire à la rupture ;

l'aspect des unions rompues (adhérence) fut notée avec un barème de 0 à 10, la note 0 correspondant à une union entièrement décollée et la note 10 à une rupture en dehors de la zone d'union ;

on observa également, pour quelques combinaisons, des taches brunes sur la surface de décollement ; à la même époque, des coupes microscopiques furent faites dans le bois des unions de quelques combinaisons et observées après coloration.

Durant l'hiver 1964, les arbres de trente-six combinaisons (vingt et un porte-greffes greffés avec *Canino*, quinze porte-greffes greffés par *Rouge du Roussillon*) de la pépinière furent plantés dans la parcelle des arbres greffés en place à l'écartement de 4 m × 1 m.

Tous les arbres furent cultivés avec de fortes fumures azotées du 1965 à 1968. Durant cette période, 2 à 3 p. 100 des arbres moururent de chancres ou de dérèglement de la végétaton. Il y eut également quelques ruptures à l'union. Les arbres survivants eurent une santé normale jusqu'à la fin de 1968, époque à laquelle leurs unions furent observées.

Résultats

1. *Observations sur les scions d'un an.*

a) *Observations macroscopiques et mesures de solidité.*

Les résultats obtenus avec le cultivar *Canino* figurent sur une partie du tableau 1. Sur ce tableau, la note globale de compatibilité correspond au total des trois notes partielles (discontinuité du liber, involution, aspect de la cassure). Pour quelques clones ayant des unions fragiles (F) ou présentant des nécroses (couleur brune (B))

cette note globale a été diminuée (1). Cette note est donc une estimation de la compatibilité apparente.

Les unions ont demandé pour leur rupture des tractions variant de 7 kg à 38 kg/cm² de la section du tronc. A l'intérieur d'une même combinaison, les tractions nécessaires à la rupture varient beaucoup d'un arbre à l'autre, ce qui fait que les combinaisons très fragiles mises à part, les différences observées entre clones sont peu significatives.

Nous n'avons pas observé systématiquement la continuité apparente du bois après sciage longitudinal radial. Elle semblait satisfaisante sur les arbres utilisés pour la préparation des coupes microscopiques. Toutefois, des observations réalisées ultérieurement sur des séries d'arbres du même âge montrent qu'une observation très fine permet de déceler à cet âge certaines discontinuités dans le bois.

Corrélation entre les notes obtenues pour les différents défauts. — Nous avons, en ajoutant aux porte-greffes Myrobolan et interspécifiques figurant sur le tableau, des porte-greffes pruniers domestiques cultivés dans la même pépinière, calculé les coefficients de corrélation entre caractères et obtenu les résultats suivants :

Corrélation entre notes

Corrélation étudiée	R. calculé	R. table (95 %)
Involution *Canino*, adhérence corrigée *Canino*.	0,62	0,25
Liber *Canino*, adhérence corrigée *Canino*	0,46	0,25
Liber et involution *Canino*, adhérence corrigée *Canino*.....	0,59	0,25

Le tableau montre qu'il y a une bonne corrélation entre la profondeur de l'involution et l'aspect de la cassure. La corrélation est moins bonne avec la note de discontinuité du liber ; les clones ayant un mauvais liber ont une mauvaise adhérence mais l'inverse n'est pas toujours vrai.

Nous avons également obtenu une bonne corrélation entre les notes globales des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* (R = 0,84).

b) *Observations microscopiques.*

Nous avons observé de quatre à six coupes prélevées sur trois arbres par combinaison variété-porte-greffe. Nous avons noté dans les coupes une bonne continuité vasculaire dans le bois de printemps pour les cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon*. Cette continuité vasculaire est rompue dans le bois d'été et dans le bois d'automne par la présence de tissus peu différenciés :

Sclérenchyme ;

Ilots de parenchyme.

(1) Enlèvement de deux à quatre points pour les unions très fragiles et de deux à quatre points pour l'aspect nécrosé de la surface de rupture.

Par ailleurs, dans le même bois d'été et d'automne, les vaisseaux du porte-greffe et du greffon n'ont pas la même orientation.

TA

Décollements et observation d'unions d'abricotiers Canino
(expérience Ile d'Arci

Porte-greffe	Désignation	Observations réalisées durant et à la fin de la 1re année de croissance des greffes				
		Décollements juillet à nov.	Discontinuité du liber note sur 10	Involution note sur 10	Adhérence note sur 10	Note globale compatibilité sur 30
P (322 × 871)1	Myrobolan × Pêcher	0/22	9	7	4	20
P (322 × 31)19	Mirabellier × Myrobolan ...	0/10	9	6	5	20
P (322 × 8-1)1	Mirabellier × Marianna	0/15	9	5	4	18
P (332 × 31)12	Mirabellier × Myrobolan ...	0/28	7	5	5	17
P. 34-10	Myrobolan.....	0/23	9	5	3	17
P. 767	Myrobolan.....	0/27	9	5	2	16
P. 34-16	Myrobolan.....	0/30	9	5	2	16
GF 31	Myrobolan × japonais	1/30	8	4	4	16
P. 16-5-1	Myrobolan pourpre	1/18	8	5	3	16
P (322 × 31)1	Mirabellier × Myrobolan ...	0/10	9	4	0	13
P (322 × 31)9	Mirabellier × Myrobolan ...	0/16	8	5	1 B	10
P. 939	Myrobolan	0/13	4	5	1 B	8
P (253 × 322)2	*P. domestica* × *P. belsiana* ..	0/11	9	1	0 F	6
P. 8-3-9	Hybride Marianna.....	1/13	1	4	1	6
P. 8-13	Hybride Marianna	0/25	1	3	1	5
P. 18	Myrobolan B	0/80	6	2	0 B	4
GF 8-1	Hybride Marianna.....	0/27	1	2	0	3
P. 1090	Myrobolan.....	0/13	5	1	0 F	2
P (332 × 31)15	Mirabellier × Myrobolan ...	2/8	1	1	0	2
P (332 × 10-2)2	Mirabellier × Prunier hybride.	0/10	—	—	—	—
P. 753-2	Myrobolan	0/7	—	—	—	—

B = taches brunes observées sur la surface du bois décollé.
F = unions fragiles se rompant sous un faible effort (moins de 20 kg par cm²).
Chiffres en gras : clones présentant des lésions externes de l'écorce.

Nous avons noté la qualité des unions sur les diverses coupes en fonction de l'importance plus ou moins grande des défauts constatés. Les résultats obtenus figurent dans le tableau 2.

Nous voyons sur ce tableau que le cultivar *Luizet* a d'excellentes unions sur porte-greffe prunier. Par contre, les cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* ont des unions de qualité moyenne à mauvaise.

Il y a une assez bonne corrélation entre les notes de compatibilité établies après observation macroscopique des unions (discontinuité du liber, involution, aspect plus ou

moins rugueux de l'union rompue) et les notes obtenues pour les coupes microscopiques.

En définitive, une étude réalisée sur des greffes d'un an montre qu'il y a déjà à

AU I

vers clones de pruniers Myrobolans et hybrides interspécifiques
bres transplantés)

Décollements au verger (%)	Observations réalisées à 5 ans				Discontinuité du bois					
					Répartition des arbres en pourcentage en fonction de l'importance des discontinuités observées					Discontinuité moyenne par arbre en mm
	Nombre d'arbres observés	Section moy. du tronc 20 cm au-dessus de la greffe en cm²	Discontinuité du liber note sur 12	Involution en mm	Plus de 30 % ligne d'union	8 mm et plus	4 à 7,9 mm	0,5 mm à 3,9 et douteux	Sans	
0	10	38	12	1,0				10	90	0
17	5	39	8	3,4		20		60	20	5
0	9	35	8	1,5				11	89	0,1
6	17	32	11	2,3			18	12	70	1
0	19	56	6	2,7		53	37	10	0	**10**
0	13	65	8	2,7		23	15	15	47	4
0	9	61	12	2,1		11	11	56	22	3
20	16	76	9	2,6		81	19		0	27
0	11	54	12	2,2			27	64	9	3
20	4	58	**12**	4,0	50		25	25	0	60
50	4	50	12	4,0		25		25	50	3
0	9	55	8	3,1		44	12	44	0	8
40	3	71	11	4,6			33	67	0	4
0	3	47	**3**	2,3		100			0	24
6	18	44	**4**	2,6		11	22	67	0	4
0	3	56	6	1,4		69	23		8	12
33	8	51	3	2,5		63	25	12	0	11
0	10	88	**5**	3,0	10	90			0	43
66	3	52	6	3,3		67		33	0	13
0	6	36	6	1,6		33	17	17	33	9
17	5	35	**7**	3,4	40	60				43

cette époque des défauts structuraux importants dans le bois des unions de toutes les combinaisons de Canino *et de* Rouge du Roussillon *étudiées (principalement îlots de parenchyme)*. La sélection des porte-greffes, d'après les observations de coupes, semble difficile ; aucun porte-greffe étudié ne donnant d'unions sans parenchyme, les observations à réaliser sont d'ordre plus quantitatif que qualitatif. La variation rencontrée entre les diverses unions d'une même combinaison et les divers points d'une même union impose des nombres élevés de coupes par combinaison et une étude statistique des résultats obtenus.

TABLEAU 2

Notes de compatibilité de quelques combinaisons variétés porte-greffes, observation sur des scions d'un an

Combinaison	Note de compatibilité (sur 30)	
	Observations macroscopiques	Observations microscopiques
Luizet sur Marianna GF 8-1	30	30
Rouge du Roussillon sur Myrobolan GF 31	18	19
Canino sur Myrobolan GF 31.....	16	20
Canino sur Marianna P. 8-22	11	17
Rouge du Roussillon sur hybride Mirabellier × Myrobolan (332 × 31)8.....	8	9
Canino sur Myrobolan B (P. 18)	4	2
Canino sur Marianna GF 8-1.....	3	2
Canino sur Marianna P. 8-9.....	3	9

2. *Observations macroscopiques sur les unions de cinq ans.*

En novembre 1968, les unions de cinq ans des arbres survivants furent sciées longitudinalement suivant deux plans perpendiculaires, l'un de ces plans passant par l'onglet et par le point bas de l'union.

On estima alors la discontinuité du liber (notation sur 12, la note 12 indiquant une très bonne continuité), la profondeur moyenne de l'involution en millimètres et les discontinuités du bois par année de croissance de l'arbre (millimètres par arbre sur les quatre plans observés).

La discontinuité du bois fut assez difficile à noter. Il existe en effet tous les intermédiaires entre la forte discontinuité (parenchyme net) et la légère brunissure du bois au niveau de l'union. Sur le plan qualitatif nous avons noté plusieurs types de défauts :

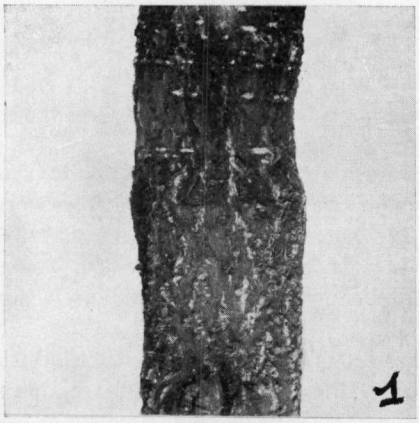
a) Ilots de parenchyme nets et indiscutables, colorés ou non, ils se rencontrent entre autres sur les porte-greffes suivants : GF 31, P. 34-16.

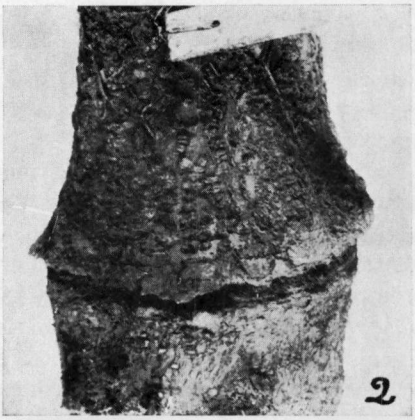
b) Ilots de parenchyme très petits (moins d'un demi-millimètre). Ces îlots se rencontrent principalement dans le groupe des *Marianna* et sont fréquemment associés à la discontinuité du liber. Ils apparaissent souvent assez précocement dans la vie de l'arbre et sont très nombreux et d'observation difficile. Ce type de discontinuité semble être plus dangereux que le précédent.

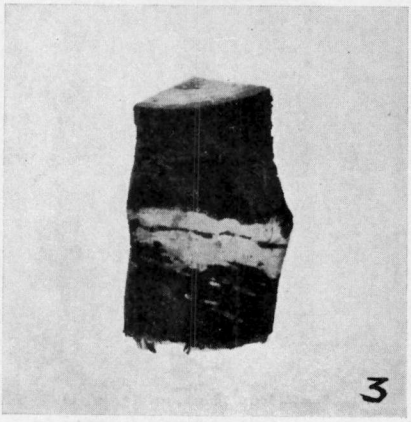
c) Ligne obscure plus ou moins foncée différant du parenchyme par son étroitesse et par la résistance mécanique opposée à la pénétration d'un couteau. Cette ligne obscure est rare et peu importante sur les porte-greffes GF 31 et P. 34-16.

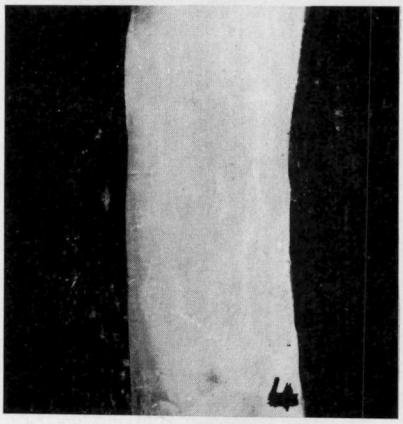
Au point de vue quantitatif nous avons noté comme discontinuité celle des types *a* et *b* et les rares cas de lignes obscures très foncées et très nettes.

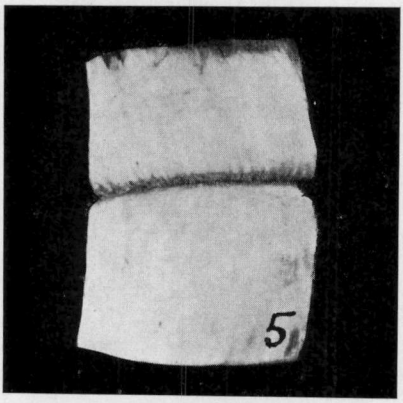
Nous avons également noté un peu sur tous les porte-greffes des lignes brunes verticales remontant dans le bois d'automne à partir de l'union et déjà signalées par TABUENCA et HERRERO. Ces lignes brunes verticales furent particulièrement











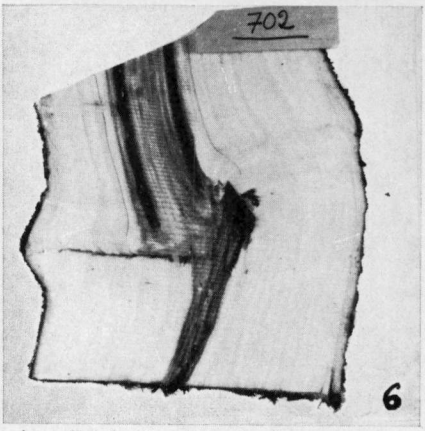


FIG. 1. — *Aspect interne et externe d'unions d'abricotiers âgées de cinq ans*
(Verger Arcins)

1. Liber très continu, aspect externe ; variété *Rouge du Roussillon* greffée sur un clone de *Prunus domestica* (P. 107 × 25) 3.
2. Liber très discontinu aspect externe ; variété *Canino* greffée sur *P. cerasifera* P. 1090.
3. Liber discontinu : aspect interne après pelage tangentiel (variété *Rouge du Roussillon* greffée sur *P. cerasifera* P. 34-10.)
4. Greffe sans involution cambiale observée après enlèvement du liber. La combinaison est la même que photo 1.
5. Greffe avec forte involution cambiale (environ 8 mm de profondeur), variété *Rouge du Roussillon* greffée sur un clone de *P. domestica*.
6. Forte discontinuité du bois, variété *Canino*, greffée sur prunier hybride interspécifique (P. 332 × GF 31) 1.

nombreuses sur les porte-greffes (P. 322 × GF 8-1) 1, P. 939, GF 8-1, (P. 332 × 31) 15, P. 753-2 et surtout P. 18. Elles furent peu importantes pour les porte-greffes P. 767, P. 34-16 et GF 31.

Pour chaque arbre, nous avons rompu une partie de l'union pour observation de la surface de rupture (surface observée 1 à 2 cm² par arbre) et noté les nécroses apparentes (coloration brune) sur celle-ci. Les notes obtenues sont en assez bonne corrélation avec la discontinuité du bois notée sur les surfaces de sciage. Toutefois, dans le cas de faibles nécroses, celles-ci sont beaucoup plus visibles sur la surface décollée que sur le plan de sciage longitudinal.

Les discontinuités observées ont présenté les caractères de variation habituellement rencontrés dans ce type d'incompatibilité. Les résultats obtenus figurent sur

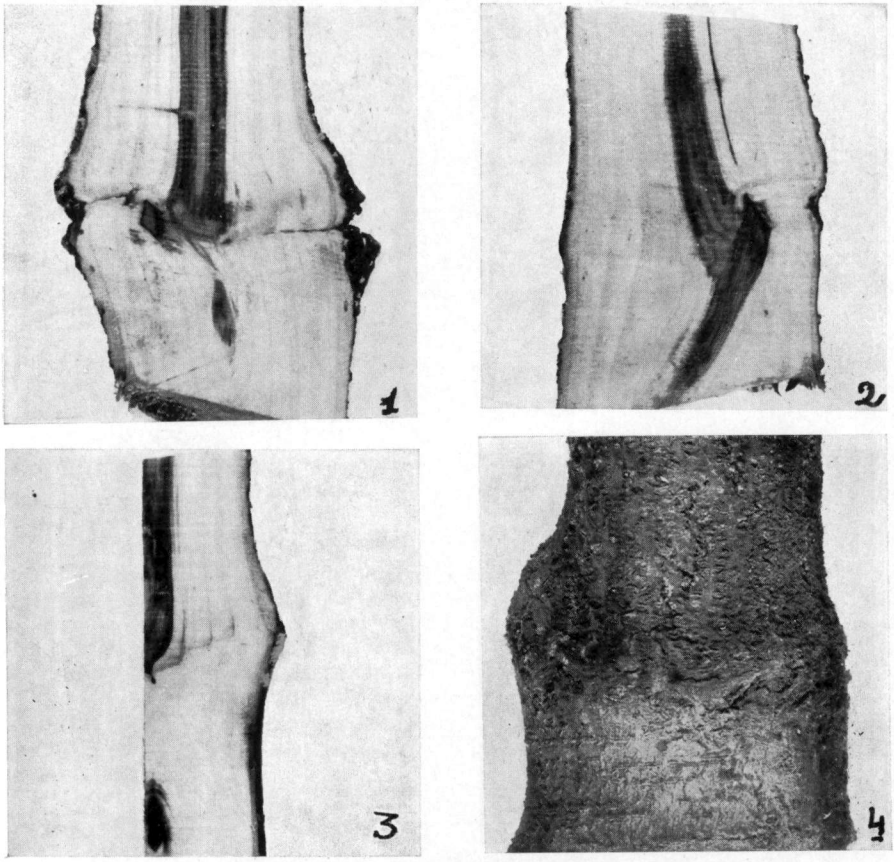


FIG. 2. — *Aspect interne et externe d'unions d'abricotiers âgées de cinq ans* (Verger Arcins)

1. Coupe transversale d'une très mauvaise union dans laquelle se trouvent rassemblés les trois défauts structuraux : forte discontinuité du liber, involution cambiale, discontinuité très importante du bois (abricotier *Rouge du Roussillon* greffé sur prunier hybride interspécifique (P. 332 × GF 31) 6).
2. Coupe transversale d'une bonne union (pas de discontinuité du bois et du liber, pas d'involution cambiale) variété *Rouge du Roussillon* greffée sur *P. domestica* (P. 107 × 25) 3.
3. Lignes brunes verticales dans le bois d'abricotier (abricotier *Rouge du Roussillon* greffé sur prunier hybride interspécifique (P. 332 × GF 8-1) 1).
4. Union de *Canino* greffé sur *P. cerasifera* P. 34-16. Ce porte-greffe est le Myrobolan le plus compatible dans notre essai.

TABLEAU 3

Discontinuités moyennes par arbre pour les différentes années de croissances d'arbres greffés sur des clones de prunier Myrobolan et hybrides interspécifiques

(arbres transplantés)

Porte-greffe	Discontinuité avec *Canino* en mm par arbre						Discontinuité avec *Rouge du Roussillon* en mm par arbre					
	1re année	2e année	3e année	4e année	5e année	Total 5 ans	1re année	2e année	3e année	4e année	5e année	Total 5 ans
(322 × 871)1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	1
(332 × 31)19	0	0,8	1,6	1,0	1,8	5,2	0	0	0,2	3,4	5,4	9
(322 × 8-1)1	0	0,1	0	0	0	0,1	0	0	0	0,3	0	0,3
(332 × 31)12	0	0,3	0,8	0,1	0,1	1,3	0	0	0,3	0	1,7	2,0
34-10	0,2	2,0	1,6	2,4	4,1	10,2	0	0	0,4	1,6	1,0	3,0
767	1,0	0,4	0,2	1,0	1,8	4,4	0	0	0	0	0	0
31	0,2	1,4	5,9	6,2	13,2	26,9	0	0	1	4,0	7,0	12
16-5-1	0	0,1	0,9	0,7	1,3	3,0	0	0	0	0,6	5,4	6
939	0,2	0,4	0,6	1,1	5,2	7,5		1	1	5	17	24
(253 × 322)2	0	0	1,0	0	3,0	4,0	0	0	0	0	3,0	3
8-3-9	1,2	5,0	6,6	8,6	2,3	23,7	0	0	0	0	0,2	0,2
8-13	0,3	0,7	0,8	0,9	0,8	3,5	1	0,5	1,5	3,0	1,0	7
1090	2,2	1,8	5,4	15,4	18,6	43	0	0,3	4,0	7,7	10,0	22
(332 × 31)15	1,3	3,3	2,6	1,2	4,6	13,0	0	4	5	7	10	26
753-2	2,8	4,0	6,0	11,0	19,0	43,0	0	0	0	1	1	2
Nombre de clones avec unions discontinues	9	13	14	14	14		1	4	8	12	14	

TABLEAU 4

Décollements en verger et observation à cinq ans d'unions d'abricotiers Canino *(A. 238)* *et* Rouge du Roussillon *greffés sur différents clones de prunier Myrobolan et hybrides interspécifiques*

(arbres transplantés en scions)

Porte-greffe	Comportement avec *Canino*				Comportement avec *Rouge du Roussillon*			
	Décollement au verger en p. 100	Nombre d'unions observées	P. 100 d'unions avec bois discontinu	Discontinuité moyenne par union (mm)	Décollement au verger en p. 100	Nombre d'unions observées	P. 100 d'unions avec bois discontinu	Discontinuité moyenne par union (mm)
(322 × 871)1	0	10	0	0	0	4	50	1,0
(332 × 31)19	17	5	60	5,0	0	4	75	9,0
(322 × 8-1)1	0	9	11	0,1	0	13	33	0,3
(332 × 31)12	6	17	29	1,0	0	6	50	2,0
34-10	0	19	100	10,0	0	12	58	3,0
767	0	13	54	4,0	0	6	0	0
31	20	16	100	27,0	0	16	63	12,0
16-5-1	0	11	64	8,0	0	12	62	6.0
939	0	9	89	9,0	0	15	100	24,0
(253 × 322)2	40	3	100	4,0	0	2	50	3,0
8-3-9	0	3	100	24,0	20	4	25	0,2
8-13	6	18	100	4,0	0	13	92	7,0
1090	0	10	100	43	0	4	100	22
(332 × 31)15	66	3	100	13,0	50	1	100	26,0
753-2	17	5	100	43,0	0	6	33	2,0
Totaux	16/167	151		189,1	2/120	118		117,5

le tableau 1. Sur ce tableau, nous avons, pour chaque porte-greffe, réparti les arbres en fonction de l'importance des discontinuités observées dans le bois en cinq classes. Le niveau général de compatibilité est médiocre, tous les porte-greffes étudiés donnent en effet des unions plus ou moins discontinues dans le bois. Des photos d'unions de qualité variable observées au cours de ce travail sont reproduites figures 1 et 2.

3. *Comparaison de la compatibilité des cultivars* Canino *et* Rouge du Roussillon *sur quinze porte-greffes communs* (tabl. 3 et 4).

Le tableau 4 montre que les décollements sont moins fréquents et les discontinuités plus faibles sur *Rouge du Roussillon* que sur *Canino*. Sur ce même tableau, les porte-greffes les plus compatibles avec *Canino* (322 × 871) 1, P. 767, P. 16-5-1, sont également parmi les plus compatibles avec *Rouge du Roussillon*. Le tableau 3 montre que les discontinuités apparaissent plus tard sur *Rouge du Roussillon* que sur *Canino*.

On peut donc considérer que les phénomènes d'incompatibilité observés sont dus à des causes identiques et qu'une sélection réalisée avec le cultivar Canino *peut être utilisée sans crainte pour* Rouge du Roussillon, *l'inverse n'étant pas forcément vrai.*

4. *Influence de la transplantation sur l'époque d'apparition de la discontinuité du bois* (tabl. 5 et 6).

TABLEAU 5

Unions d'abricotier Canino *greffé sur des clones de Myrobolan et de pruniers interspécifiques*
Discontinuités du bois mesurées sur quatre plans transversaux
pour les différentes années de croissance. Influence de la transplantation

Désignation des porte-greffes	Nombre d'arbres observés	Mode de culture	Discontinuité moyenne par arbre pour les différentes années de croissance (en millimètres)						Section moyenne du tronc d'abricotier (cm^2)
			1re année	2e année	3e année	4e année	5e année	Total année	
16 clones rassemblés	145	transpl.	0,6	1,5	1,6	2,3	3,0	9,0	
P. 34-16	9	transpl.	0	0	0	0,8	1,7	2,5	61
	19	non transpl.	0	2,5	0,8	1,5	1,4	6,2	83
P. 18	13	transpl.	0	0,1	0,2	3,9	7,7	11,9	56
	26	non transpl.	0,7	2,7	4,0	5,5	9,9	22,8	92
GF 8-1	8	transpl.	0	4,9	0,7	2,4	2,8	10,8	51
	11	non transpl.	3,1	5,8	5,9	3,1	4,2	22,1	111
GF 31	16	transpl.	0,2	1,4	5,9	6,2	13,2	26,9	76
	18	non transpl.	0,7	5,6	9,4	8,7	11,7	35,9	108

TABLEAU 6

Unions d'abricotier Canino (clones A. 238 et A. 73)
greffé sur des clones de Myrobolan et pruniers interspécifiques.
Proportions présentant une discontinuité du bois à différentes époques de la vie des arbres
Influence de la transplantation (unions présentant des discontinuités douteuses comptées comme continues)

Désignation des porte-greffes	Nombre d'arbres observés	Mode de culture	Proportion des arbres présentant un bois discontinu (en p. 100 des arbres observés) à la fin				
			de la 1re année de croissance	de la 2e année de croissance	de la 3e année de croissance	de la 4e année de croissance	de la 5e année de croissance
17 clones rassemblés	149	transpl.	16	40	50	63	64
P. 34-16	9	transpl.	0	0	0	33	56
	19	non transpl.	0	74	84	89	89
P. 18	13	transpl.	0	15	23	92	92
	26	non transpl.	15	65	81	96	100
GF-8-1	8	transpl.	0	38	75	88	100
	11	non transpl.	45	82	100	100	100
GF 31	16	transpl.	13	44	75	100	100
	18	non transpl.	17	83	94	100	100

La transplantation retarde nettement l'apparition de la discontinuité du bois et diminue son importance durant les premières années de la vie de l'arbre. Sur les arbres non transplantés, la discontinuité du bois apparaît faiblement en première année et nettement en seconde année. Sur les mêmes arbres, les discontinuités cumulées en fin de troisième année sont en assez bonne corrélation avec les discontinuités cumulées en fin de cinquième année. On peut dire que la durée de l'expérience aurait pu être réduite d'un an ou deux sans diminuer la précision des résultats obtenus.

5. *Corrélation entre la compatibilité apparente à 5 ans et les pourcentages de rupture à l'union observés avec le cultivar* Canino (tabl. 1).

Cette corrélation est relativement médiocre. Des clones de porte-greffes présentant des unions avec une faible discontinuité du bois ont donné des ruptures. Cependant, tous les clones ayant présenté des ruptures ont eu, lors des observations sur un ou plusieurs arbres, des discontinuités du bois égales ou supérieures à 4 mm par arbre.

Cette faible corrélation ne doit pas nous étonner ; les arbres étaient plantés très serrés, leur ramure a rapidement formé une masse assez compacte offrant peu de prise au vent. En conséquence des ruptures possibles ne se sont pas produites. Par ailleurs, les ruptures à l'union ont souvent été localisées un arbre entraînant ses voisins dans sa chute. Les arbres qui se sont rompus n'étaient pas solides mais la

réciproque n'est pas vraie. D'autre part, on ne connaît pas la structure des unions des arbres qui ont décollé lors de leur rupture. Enfin le nombre d'arbres observés est faible pour certaines combinaisons.

6. *Relations entre les caractères observés à un an et la solidité ultérieure des unions (ruptures, continuité du bois).*

Il est assez difficile d'étudier ces corrélations, tous les porte-greffes donnant des unions plus ou moins discontinues à cinq ans.

Nous avons cependant établi des tables de contingence en classant les porte-greffes à 5 ans d'après la solidité de leurs unions en adoptant les normes suivantes :

Bonne solidité : porte-greffe n'ayant pas présenté de ruptures et donnant une discontinuité moyenne du bois inférieure à 5 mm par arbre.

Mauvaise solidité : tous les autres.

Ces résultats sont rassemblés dans le tableau 7.

TABLEAU 7

Relations entre les observations réalisées sur les unions d'un an et la solidité des unions à cinq ans. Répartition des clones de porte-greffes d'après la solidité des unions à cinq ans

Note globale

Note à 1 an	Solidité des unions à 5 ans	
	Bonne (nombre de clones)	Mauvaise (nombre de clones)
16-20	**5**	**4**
0-10	**0**	**10**

Note liber

Note à 1 an	Solidité des unions à 5 ans	
	Bonne (nombre de clones)	Mauvaise (nombre de clones)
8-9	5	7
1 à 6	0	7

Note involution

Note à 1 an	Solidité des unions à 5 ans	
	Bonne (nombre de clones)	Mauvaise (nombre de clones)
5 à 7	5	5
1 à 4	0	9

Adhérence corrigée par la notation de la fragilité et des nécroses apparentes

Note à 1 an	Solidité des unions à 5 ans	
	Bonne (nombre de clones)	Mauvaise (nombre de clones)
2 à 7	**5**	**4**
— 4 à + 1 ...	**0**	**10**

Chiffres gras : liaison significative **1** an-5 ans.

Nous voyons que les porte-greffes ayant en première année de mauvaises notes pour un des caractères étudiés (liber, involution, adhérence) donnent ultérieurement de mauvaises unions. Mais la réciproque n'est pas vraie, il n'est pas possible de faire une sélection définitive en première année avec la méthode utilisée. L'involution et la discontinuité du liber sont des critères utilisables pour l'élimination des plus mauvaises combinaisons en première année, ceci rejoint les observations de LAPINS sur les liaisons entre caractères.

7. *Relations entre les caractères observés à 5 ans.*

En classant les porte-greffes suivant la solidité des unions (deux catégories indiquées ci-dessus) nous avons trouvé une corrélation significative entre la profondeur de l'involution et la forte discontinuité du bois ou le décollement. De la même manière, une forte discontinuité du liber (note d'observation faible ou lésion externe de l'écorce) est toujours associée à une mauvaise structure du bois de l'union mais la réciproque n'est pas toujours vraie.

Ces observations confirment ce qui a été noté précédemment.

B. — OBSERVATIONS MACRO - ET MICROSCOPIQUES D'UNIONS DE DEUX ANS

Matériel et méthodes

En été 1965, on écussonna des abricotiers cultivar *Canino* A. 1343 sur cinq porte-greffes clonaux dans une pépinière à Manduel (Gard). Nous avons inclus un clone de *Reine-Claude* dans les porte-greffes afin d'avoir un témoin de la famille de *Prunus domestica*. On nota tous les décollements survenus dans la pépinière entre août 1966 et novembre 1967, époque à laquelle les arbres furent arrachés pour observation des unions.

On réalisa des coupes microscopiques suivant les méthodes déjà décrites sur les unions des arbres greffés sur la *Reine-Claude* GF 1380 et sur le Myrobolan GF 31 (une quinzaine de coupes sur 7 à 8 arbres pour chaque porte-greffe).

A la même époque, on observa macroscopiquement les unions et les arbres furent notés comme précédemment.

En été 1966, on fit une répétition, écussonnant le même clone de *Canino* sur trois des porte-greffes, à Bourran (Lot-et-Garonne). Les arbres greffés végétèrent pendant deux saisons et l'on préleva fin 1968 cinq greffes par combinaison pour une observation macroscopique fine. Il n'y eut pas de ruptures aux unions dans la parcelle car les arbres étaient palissés.

Résultats

Les coupes microscopiques furent notées sur 25 en fonction de la qualité apparente des unions et l'on obtint les notes moyennes suivantes :

Canino A. 1343/P. 1380	23/25
Canino A. 1343/GF 31	18/25

On ne trouva jamais de parenchyme sur les clones de A. 1343/P. 1380 et on en trouva sur un tiers des coupes de A. 1343/GF 31.

Les résultats des observations macroscopiques figurent sur le tableau 8. Ce tableau permet le classement des porte-greffes dans un ordre de compatibilité décroissante : *Reine-Claude* P. 1380, GF 31, GF 8-1.

TABLEAU 8

Décollements et observation d'unions de deux ans d'abricotier Canino *A. 1343 greffé sur quelques clones de Prunier*

Lieu et époque de culture	Porte-greffe	Désignation	Décol. après le mois de juil. suiv. l'écuss.	Nombre arbres observ.	Section moy. du tronc en cm²	Discontinuité du liber	Involution, profondeur en mm	Discontinuité du bois				
								Répartition des arbres en catégories				
								avec défauts			Sans défaut (%)	Discontinuité moy. par arbre
								Très importants (1) (%)	Indiscutables (%)	Discutables (%)		
Manduel 1965-1967	P. 1380	*Prunus domestica* Reine-Claude	0/28	23	11	nulle	0,7			17	83	0,1
	GF 31	Hybride Myrobolan × japonais	1/27	26	10	très faible	1,5			35	65	0,3
	(322 × 871)1	Myrobolan × pêcher.....	2/41	35	11	sans	0,4		37	11	52	7
	P. 2457	Myrobolan blanc.....	3/7	4	16	faible	1,5		50	25	25	14
	GF 8-1	Hybride de Marianna ...	6/12	6	19	forte	2,0	33	50	17		20
Bourran 1966-1968	P. 1380	*Prunus domestica* Reine-Claude	pas	5	12	nulle	0,7			20	80	0
	GF 31	Hybride Myrobolan × japonais	pas	5	15	nulle	1,6			80	20	0,2
	GF 8-1	Hybride de Marianna ...	pas	5	13	forte	2,4		40	60		3,6

(1) Très importants = + de 30 p. 100 de la ligne d'union.
Indiscutables : 2 mm à 30 p. 100.
Discutables et légers : moins de 2 mm et douteux.

Les ruptures notées sont celles survenues après le mois de juillet de la première saison de croissance des greffes. Nous pensons en effet, comme MOSSE et HERRERO, que les ruptures antérieures peuvent être indépendantes des phénomènes d'incompatibilité.

A Manduel, nous notons une certaine corrélation entre les ruptures observées et la discontinuité du bois. Le clone de *Prunus domestica, Reine-Claude,* se comporte nettement mieux que les pruniers à croissance rapide (Myrobolan et pruniers interspécifiques). Le porte-greffe (322 × 871) 1, qui s'était bien comporté à l'île d'Arcins, donne de mauvais résultats et on observe au niveau de l'union des lignes obscures très foncées qui ont été comptées comme discontinuités. En rompant artificiellement les unions, ces lignes obscures correspondaient à des nécroses accentuées des cellules (coloration brune).

A Bourran, le classement des porte-greffes selon la discontinuité du bois est le même que dans le Gard, avec toutefois une compatibilité d'ensemble plus satisfaisante.

III. — DISCUSSION

1. *Variation des résultats entre les divers essais*

Le tableau 9 indique les pourcentages d'arbres plus ou moins discontinus à la fin de la deuxième année de culture pour quatre porte-greffes communs aux diverses expériences. Nous voyons deux anomalies dans ce tableau : le GF 31 se comporte beaucoup mieux dans la deuxième expérience que dans les autres. Nous pensons que cette variation est due à une croissance relativement faible des arbres sur GF 31 dans cette expérience liée à la mauvaise qualité commerciale du lot de porte-greffes utilisés.

TABLEAU 9

Pourcentage des arbres présentant un bois discontinu à la fin de la deuxième année de culture pour quatre porte-greffes dans trois essais

Essai	Porte-greffe			
	GF 8-1	GF 31	(P. 322 × 871)1	P. 1380
Arcins (Gironde)	82	83	0	
Manduel (Gard)	100	35	48	17
Bourran (Lot-et-Garonne).	100	80	—	20

La variation rencontrée sur le (P. 322 × 871) 1 est plus difficile à expliquer. Elle est due à l'apparition, dans la seconde expérience, de lignes obscures très marquées qui ont été notées comme discontinuités. A notre avis, l'incompatibilité plus importante notée dans le Gard est peut-être due à deux facteurs probablement associés. :

— Température plus élevée en août et septembre.

— Meilleure alimentation en eau grâce à l'irrigation.

Pour ce même porte-greffe, lors d'observations réalisées sur des scions d'un an à Manduel, nous avons noté une très forte nécrose du bois sur des arbres irrigués jusqu'au 25 août alors que sur des arbres irrigués jusqu'au 25 juillet seulement cette nécrose était nulle. La nécrose du type ligne obscure dépendrait énormément de la bonne alimentation en eau des arbres durant la fin de l'été. Celle-ci pourrait favoriser des échanges biochimiques défavorables (hétérosides), au niveau de l'union. HERRERO n'observe pas de discontinuité du bois lors du greffage de *Canino* sur vingt clones de Myrobolan. Au même âge, nous notons des discontinuités sur les unions de tous les clones de Myrobolan essayés. La différence constatée est peut-être due aux variations des conditions de culture (nos arbres avaient une bonne vigueur) et à des différences dans les modes de sciage et d'observation (nous sommes probablement plus sévères).

Les observations réalisées sur les différences observées entre des arbres transplantés et non transplantés ont un intérêt pratique ; il est dangereux, lorsqu'on utilise en culture une combinaison de compatibilité moyenne, de greffer les arbres en place.

2. *Influence de l'état sanitaire*

Un facteur transmissible par inoculation (VDA 843) peut provoquer des incompatibilités à l'union très précoces lors du greffage de variétés d'Abricotier sur de nombreux types d'abricotiers porte-greffes. Ce facteur était présent dans les clones de *Canino* et de *Rouge du Roussillon*, de la première expérience, absent dans le clone de *Canino* de la troisième expérience (A. 1343). Il est absent dans les porte-greffes GF 31 et GF 8-1. Les résultats obtenus montrent que ce facteur n'est pas la cause de l'incompatibilité rencontrée puisqu'elle est plutôt plus importante dans les deuxième et troisième expériences réalisées avec le clone A. 1343. Par ailleurs, dans une expérience non rapportée ici et observée avec les mêmes méthodes, un clone de *Rouge du Roussillon* indemne du facteur ne se comporte pas mieux qu'un clone contaminé de la même variété. Une expérimentation complémentaire est actuellement en cours sur ce sujet.

3. *Discontinuités observées dans le bois et risques de rupture à l'union*

D'une façon générale la bibliographie n'attache d'importance en ce qui concerne le risque de rupture, qu'aux discontinuités du bois macroscopiquement visibles.

En consultant le tableau 1, on voit que, dans l'ensemble, les discontinuités observées macroscopiquement sur les plans de sciage sont relativement faibles (3 mm de discontinuité notés correspondent en gros à 1 p. 100 de discontinuité dans l'union) et n'occasionnent que rarement un risque sérieux de rupture.

Nous pensons que dans l'appréciation de ce risque, il faut tenir compte des éléments complémentaires suivants :

— Importance de l'involution qui, lorsqu'elle atteint 3 mm de profondeur diminue la surface de contact des bois d'environ 40 p. 100 sur une greffe d'un an, de 30 p. 100 sur un arbre de deux ans, de 12 p. 100 sur une greffe de cinq ans. Or, de telles profondeurs d'involution ne sont pas rares.

— La méthode utilisée est peu efficace pour déceler les petites discontinuités du bois. Elle doit à notre avis être complétée par l'observation de surfaces de rupture qui permettent une meilleure observation.

• Les coupes microscopiques réalisées montrent qu'il existe dans les unions les îlots de parenchyme qui ne sont pas macroscopiquement visibles.

• Enfin, même sans parenchyme, il y a peu de connections vasculaires dans le bois de l'union formé à la fin de la saison de croissance. A cet égard, une union apparemment satisfaisante d'abricotier *Canino* greffé sur un clone de Prunier reste histologiquement plus proche d'une mauvaise union de la même combinaison que d'une union du même cultivar greffé sur semis d'Abricotier.

Nous avons vu que les conditions de culture de nos essais (écartements réduits) ne facilitaient pas les ruptures à l'union. Il était donc intéressant de comparer nos observations aux résultats obtenus dans des vergers plantés à des écartements normaux (tabl. 10).

TABLEAU 10

Décollements observés dans des cultures normales d'abricotiers

Verger	Variété cultivée	Nombre d'années d'observ.	GF 8-1	GF 31	P. 34-16	Myrobolan B. P. 18	Autres Myrobolans clonaux	Reine-Claude Roussillon
Bourran (L.etG.)	*Canino*	5	9/17*	2/20	—	1/33	12/84	
M. Bayot (Hér.)	*Canino*	8	—	0/21	0/22	—	15/179	
M. Simon (P.-O.)	*Canino* et *Rouge du Roussillon*	10	—	—	—	0/36	1/50	
M. Ey (P.-O.) ..	*Canino* et *Rouge du Roussillon*	12	—	—	—	—	—	0/70
Manduel (Gard) .	*Canino*	5	—	0/64	—	—	—	

* : Différence significative par rapport aux autres porte-greffes.

Ce tableau montre que les ruptures à l'union sont :

— Nombreuses sur GF 8-1.

— Peu fréquentes sur GF 31 et Myrobolan B (P. 18).

— Nulles sur P. 34-16 et une *Reine-Claude du Roussillon*.

Il y a une bonne corrélation entre les observations macroscopiques des unions de deux ans (tabl. 8) et les résultats obtenus en verger.

Le porte-greffe P. 34-16, qui donne des résultats relativement bons dans le premier essai, est également satisfaisant au verger. Il semble que les porte-greffes qui ne donnent pas de ruptures sont ceux qui ont des unions peu ou pas discontinues pendant les trois premières années de croissance de la greffe.

4. *Sélection de porte-greffes*

Les résultats d'ensemble sont assez médiocres. Tous les porte-greffes essayés ont présenté dans l'un ou l'autre des essais des discontinuités plus ou moins fortes et l'on pourrait être tenté de n'en retenir aucun.

Les défauts constatés sont peut-être une des causes des nombreux cas de mortalité observés sur porte-greffe Myrobolan dans les vergers à partir de la quinzième année de culture.

Le porte-greffe Myrobolan présentant certains avantages (résistance à l'asphyxie, multiplication aisée, résistance élevée au chancre bactérien, mise à fruit rapide des arbres greffés) et le GF 31 ayant donné, avec les deux cultivars étudiés des résultats agronomiques intéressants dans des vergers suivis pendant cinq à douze ans (principalement taux de survie élevé) il semble opportun de retenir pour une expérimentation au champ les porte-greffes suivants qui présentent, dans notre étude, une continuité du bois de l'union significativement meilleure que celle de GF 31.

— (322 × GF 8-1) 1 : faible vigueur ;

— P. 34-16 : vigueur normale ;

— P. 16-5-1 : vigueur normale.

Compte tenu de l'ensemble des observations réalisées, notre préférence va à P. 34-16.

Les résultats indiqués sur la *Reine-Claude* P. 1380 et d'autres observations réalisées avec les mêmes méthodes sur des unions de *Canino* greffé sur des clones de Prunier domestique indiquent que l'on trouve des porte-greffes nettement plus compatibles dans le groupe des Pruniers domestiques que dans celui des Myrobolan.

Notons pour terminer que la qualité des unions n'est qu'un des critères utilisés dans la sélection des porte-greffes.

CONCLUSION

Le premier essai (île d'Arcins) a montré que l'incompatibilité est déjà installée un an après le greffage. Toutefois, les observations réalisées indiquent que l'on ne peut pas faire une sélection définitive à cette époque avec des méthodes basées sur l'observation macroscopique. Cet essai montre également qu'une sélection réalisée pour le cultivar *Canino* convient pour *Rouge du Roussillon*. Enfin, il a permis de déceler entre des clones de Myrobolan des différences significatives de compatibilité. Les essais suivants montrent que les phénomènes d'incompatibilité sont beaucoup plus nets deux ans après le greffage, et qu'il existe une assez bonne corrélation entre la qualité des unions à cet âge et les décollements observés dans des vergers normalement cultivés. Nous avons par ailleurs noté que des coupes microscopiques peuvent permettre la sélection, à la fin de la première année, des porte-greffes de très bonne compatibilité (exemple *Reine-Claude* GF 1380). Les résultats obtenus dans divers essais nous ont permis de classer les porte-greffes étudiés en fonction de leur compatibilité croissante avec l'abricotier *Canino*. Ces observations pourront éventuellement être utilisées pour la mise au point d'un test biochimique pour la détection précoce de l'incompatibilité. Les tissus libériens des pruniers et des abricotiers contenant des hétérosides cyanogénétiques, le dosage de ces corps devrait, d'après les travaux de Gur, présenter un intérêt. Dans l'état actuel de la question, il nous semble que la meilleure méthode de sélection consiste en l'observation d'unions de trois ans obtenues par greffage en place dans un milieu favorisant la croissance (distances de plantation suffisantes, irrigations nombreuses et tardives, fumures abondantes).

La méthode de LAPINS (sélection sans destruction de l'arbre par la seule observation de la discontinuité du liber et de l'involution cambiale) permet la séparation des porte-greffes très compatibles des autres. Par contre, elle n'est pas utilisable pour faire une sélection entre des porte-greffes de compatibilités relativement voisines, ce qui est le cas lorsqu'on travaille sur des Myrobolan. Il nous semble donc préférable d'observer toutes les parties de l'union (liber, involution cambiale, structure du bois). Compte tenu des corrélations signalées, il faut éliminer tous les clones de porte-greffes donnant une forte discontinuité du liber ou une forte involution et sélectionner parmi les autres ceux présentant la meilleure structure du bois. Le nombre d'arbres à observer semble devoir être de 20 à 25 par clone lorsqu'on travaille sur des Myrobolan dont la compatibilité est dans l'ensemble moyenne. Dans ce cas, un tel nombre d'arbres est nécessaire pour permettre la comparaison des clones avec des méthodes statistiques. Avec les Pruniers domestiques nettement plus compatibles, on peut ne retenir que les clones donnant des unions de très bonne qualité. Dans ce cas, il suffit d'observer six à sept unions pour avoir un bon jugement.

Parmi les pruniers porte-greffes, les Myrobolan possèdent certaines qualités qui leur sont propres (facilité de multiplication, résistance aux bactérioses, vigueur conférée, rapidité de mise à fruit) ; ils donnent de bons résultats agronomiques (sur GF 31, rendements voisins de ceux obtenus avec les porte-greffes semis d'Abricotier et semis de Pêcher, et survie satisfaisante). Il nous semble donc nécessaire de continuer chez ces porte-greffes l'expérimentation des types les plus compatibles, bien que la compatibilité soit moins bonne que sur certains pruniers domestiques.

Les travaux en cours (étude de la compatibilité et sélection sanitaire) doivent permettre à notre avis des cultures d'Abricotier prospères sur porte-greffe Prunier lorsque le sol ou le climat ne convients aux autres porte-greffes.

Reçu pour publication en septembre 1969

SUMMARY

STUDY OF THE GRAFTING COMPATIBILITY OF SOME « PRUNUS ARMENIACA » (KOEHNE) CULTIVARS ON VARIOUS TYPES OF « PRUNUS »

I. — COMPATIBILITY OF « CANINO » AND « ROUGE DU ROUSSILLON » CULTIVARS ON DIFFERENT CLONES OF « PRUNUS CERASIFERA » (EHRH.) AND INTERSPECIFIC HYBRIDS

The author classifies the varieties of apricot tree grown in France in relation to their compatibility with plum rootstocks.

A bibliographical review on incompatibility of unions (histology, early selection, causes) is given. There follows a report on macroscopic and microscopic observations of grafts of different ages (1, 2 and 5 years) of the *Canino* and *Rouge du Roussillon* apricot on clones of *P. cerasifera* and interspecific hybrid plums.

Neither variety was very compatible with the rootstocks under investigation. The clone Myrobolan P. 34-16 shows better compatibility than the others.

The incompatibility virus VDA 843 does not appear to be the cause of these particular incompatibilities.

As regards selection technique, the microscopic sections of one-year-old grafts do not seem to be of much use for early selection when the combinations under study are of weak to middle compatibility. They may, however, facilitate the picking out of highly compatible combinations.

However, for practical and effective selection, the best method seems to be the macroscopic observation of three-year-old unions from grafts made without transplantation in an environment suitable for growth. The author indicates what he considers, the best number of unions to be examined from each combinations under consideration of selection.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. CHENNEVIÈRE, GALL, GERMAIN et MESNIER, responsables des domaines sur lesquels se sont déroulées les expériences ainsi que MM. HUGARD et PICOU, responsables du réseau expérimental « Abricotier » en Languedoc-Roussillon, pour le concours qu'ils nous ont apporté lors de ces travaux.

Nous remercions également MM. DARBLADE, MONTY et VARACHAUD, Chefs d'Équipe sur les domaines I. N. R. A.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BROSSIER J., 1968. Prévision et expressions de l'incompatibilité dans le cas d'associations diverses. *Séminaires d'Horticulture scientifique*, Gembloux.

BUCHLOH G., 1958. Verwachsung und Verwachsungstörung als Ausdruck des Affinitätsgrades bei Pfropfüngen von Birnenvarietäten auf *Cydonia oblonga*. *Habilitationschrift Landw. Fakultät Wilhelms Universität*, Bonn.

BUCHLOCH G. 1960. The lignification in stock-scion junctions and its relation to compatibility. *Phenolics in plants in health and disease* (Ed. J. B. Pridham, Pergamon Press), 67-71.

DUQUESNE J., 1969. Incompatibilité de greffe intraspécifique chez *Prunus armeniaca*. Induction par un facteur transmissible par inoculation. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (1), 59-79.

GUR A., 1957. The compatibility of the pear with quince rootstocks. *Spec. Bull. Israel Minist. Agric. Res., Stat.* **10**.

HERRERO J., 1951. Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. *J. hortic. Sci.*, **26**, 186-237.

HERRERO CATALINA J., 1968. Manifestations physiques et histologiques de l'incompatibilité. *Séminaires d'Horticulture scientifique*, Gembloux.

LAPINS K., 1959. Some symptoms of stock-scion incompatibility of apricot varieties on peach seedling rootstock. *Canad. J. Plant. Sci.*, **39**, 194-203.

MARENAUD C., 1968. Mise en évidence, sur l'espèce Abricotier, d'une incompatibilité intraspécifique due à la présence d'un virus du type *Chlorotic Leaf Spot*. *Ét. Virol. Ann. Épiphyties*,**19**, 225-245.

MOSSE B., 1960. A graft incompatibility in plums. Observations on a ten year of field trial. *J. hortic. Sci.*, **35**, 260-5.

MOSSE B., SCARAMUZZI F., 1956. Observations on the nature and development of structural defects in the union between pear and quince. *J. hortic. Sci.*, **31**, 47-54.

TABUENCA M. C. y, HERRERO J., 1966. Incompatibilidad entre patron e injerto variedades de Albaricoquero injertades sobre mirobolan B. *Ann. Est. Aula Dei*, **8** (1-2) 177-186.

THIEL K., 1954. Untersuchungen zur Frage der Unverträglichkeit bei Birnenedelsorten auf quitte A (*Cydonia E. M. A.*). *Gartenbauwissenschaft*, **1** (19), 127-59.

Ann. Amélior. Plantes, 1969, **19** (4), 443-457.

ÉTUDE DE DEUX GÈNES DE STÉRILITÉ MALE CHEZ LA TOMATE : *ms 32* ET *ms 35*

Jacqueline PHILOUZE

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La morphologie florale des mutants de stérilité mâle de la tomate *ms 32* et *ms 35*, les résultats des essais de rendements en semences hybrides réalisés avec ces types, la valeur des hybrides ainsi obtenus, permettent d'envisager l'utilisation de ces mutants comme parents femelles pour la production de semences hybrides.

INTRODUCTION

On ne connaît pas actuellement de stérilité mâle cytoplasmique chez la Tomate. Par contre, on dispose de nombreux gènes récessifs de stérilité mâle chez cette espèce.

Pour être utilisable comme parent femelle dans la production de semences hybrides, un mutant de stérilité mâle doit réunir les conditions suivantes :

1° La stérilité mâle doit être facile à reconnaître à la floraison, pour que le tri des plantes [*ms*] et [*ms*$^+$] soit immédiat, et ne nécessite pas l'examen du contenu des anthères.

2° Le stigmate doit dépasser les étamines ou leurs ébauches de façon à être accessible sans castration.

3° La stérilité mâle doit être stable. Très souvent, certains mutants génétiquement mâle-stériles peuvent, dans certaines conditions, produire du pollen viable, capable de donner des graines par autofécondation.

4° La fertilité femelle doit être normale, pour que le rendement en graines hybrides ne soit pas inférieur à celui obtenu avec la lignée fertile correspondante.

5° L'hybride F_1 obtenu avec la lignée mâle-stérile doit être de valeur aussi élevée que celui obtenu avec la lignée fertile correspondante, pour la précocité, le rendement, la qualité des fruits.

6° Enfin, un mutant de stérilité mâle sera d'autant plus facile à utiliser qu'on disposera d'un gène marqueur au stade plantule, qui lui soit étroitement lié.

L'étude suivante a eu pour objet de rechercher, parmi une série de gènes de stérilité mâle déjà connus, ceux qui répondent le mieux à ces six conditions.

OBSERVATION D'UNE COLLECTION ET CHOIX DES MUTANTS DE STÉRILITÉ MALE

Une collection de mutants de stérilité mâle a été réunie à Montfavet. Elle comprenait :

— Des gènes de la série *ms* (*mâle-stérile*). 42 gènes ont actuellement été décrits dans les *Tomato Genetics Cooperative Reports*. Les gènes de la série *ms* sont considérés, jusqu'à preuve du contraire, comme des mutations survenues à des loci différents, bien que les tests d'allélisme n'aient pas été faits dans tous les cas. Quelques-uns de ces gènes sont localisés avec précision sur la carte chromosomique. Chez les mutants *ms*, les étamines existent, leur couleur et leur taille diffèrent plus ou moins de la normale, elles sont déformées chez certains mutants ; elles ne contiennent généralement pas de pollen, ou du pollen avorté.

— Le gène *sl 1*, de la série *sl* (*stamenless*). Chez ces mutants, les étamines sont inexistantes ou réduites à l'état d'ébauches.

— Le gène *ps* (*positional sterile*). Chez les plantes *ps*, les anthères, remplies de pollen normal, ne s'ouvrent pas.

— Le gène *ex* (*exserted stigma*). Chez le mutant *ex*, le style est allongé et dépasse les étamines. C'est l'association des gènes *ps* et *ex*, déjà utilisée par d'autres auteurs, que nous avons étudiée.

Les observations ont été faites en serre et au champ. Le tableau 1 rassemble les observations sur le comportement des mutants en collection. La simple observation morphologique nous a permis de faire un choix parmi les mutants de la série *ms*, et de retenir les mutants *ms 32* et *ms 35*, qui remplissent les trois premières conditions que nous avons énumérées dans l'introduction. Nous n'avons pas retenu le mutant *sl 1* à cause de la trop grande variabilité de l'expression du caractère, allant de l'absence totale d'étamines à la présence d'étamines presque normales renfermant du pollen fonctionnel. Chez *ps ex*, la longueur relative du style et des étamines est variable, la castration est parfois nécessaire pour atteindre le stigmate.

Les mutants *ms 32* et *ms 35* ont été décrits par Rick (1960-1962) qui nous a fourni des lots de semences de *Red Cherry ms 32* (stock LA 359) et de *Pearson VF 6 ms 35* (stock 2.517).

TABLEAU I

Comportement à Montfavet d'une collection de mutants de stérilité mâle chez la Tomate

Gène	Variété	Lieu d'observation		1) Facilité d'identification 2) Apparence des pièces florales E (étamines) S (style)	Longueur relative Style-Étamines	Pollen (1)
		Serre	Champ			
ms 2	*Pearson* et *LA 798*	+		1) Difficile 2) E de taille normale, moins gonflées et moins jaunes que chez [*ms 2*$^+$], séparées à la base	S $\leqslant$ E	0
ms 7	*San Marzano*		+	1) Difficile 2) E d'apparence normale	S < E	++
ms 14	*Earliana*	+	+	1) Difficile 2) E de taille normale plus pâles et moins gonflées que chez [*ms 14*$^+$]	S $\leqslant$ E	+
ms 15	*San Marzano*	+	+	1) Facile 2) E pâles, libres à la base, parfois entièrement libres, souvent déformées	S $\geqslant$ E Parfois S non rectiligne rendant nécessaire une castration partielle pour atteindre le stigmate	++
ms 16	*Pritchard*	+	+	1) Difficile 2) E plus claires, moins gonflées que chez [*ms 16*$^+$]	Variable	++?
ms 17	*Ace*	+	+	1) Difficile 2) E de taille normale, plus pâles que chez [*ms 17*$^+$] face interne des anthères brunâtre	S < E	0
ms 24	*Earlypak*		+	1) Difficile 2) Apparence des E peu différente de [*ms 24*$^+$], un peu plus pâles et moins gonflées	S < E	+
ms 26	*Earlyvan*		+	1) Facile 2) E libres, déformées, parfois adhérentes au style	S $\gg$ E	0 (d'après la littérature, *ms 26* donnerait parfois du pollen)

TABLEAU I (*suite*)

Gène	Variété	Lieu d'observation		1) Facilité d'identification 2) Apparence des pièces florales E (étamines) S (style)	Longueur relative Style-Étamines	Pollen (1)
		Serre	Champ			
ms 30	*San Marzano*		+	1) Facile 2) E libres, déformées, dégageant le style	S > E	++
ms 31	*Pearson VF 6*	+		1) Difficile 2) E plus minces et plus pâles que chez [*ms 31*$^+$]	S ⩽ E	0
ms 32	*Red Cherry*	+	+	1) Facile 2) Les E, très petites, non déformées forment un cône staminal soudé en haut, renflé à la base ; à ce niveau les E sont souvent ± libres. La face interne des anthères est brunâtre	S ⩾ E	0
ms 33	*Pearson VF 11*		+	1) Facile 2) E très déformées, minces, pâles, libres	S > E	++?
ms 35	*Pearson VF 6*	+	+	1) Facile 2) E beaucoup plus petites que chez [*ms 35*$^+$], jaune presque normal, non déformées, formant un cône staminal soudé sur toute sa longueur	S ⩾ E	0
sl 1	*K 50*	+	+	1) Facile 2) Expression du caractère variable : de l'absence totale d'étamines à la présence d'ébauches littéralement collées au style et à l'ovaire le plus souvent, parfois libres		++
ps	*Pearson*	+	+	1) Facile 2) La fleur ne s'ouvre pas normalement, les pétales sont soudés aux E	S ⩽ E	+++
ps ex	*LA 511*	+	+	1) Facile 2) Id°. *ps*	S > E En général	+++

(1) Pollen : 0 = pas de pollen + = un peu de pollen anormal
++? = parfois du pollen (non observé au microscope)
++ = un peu de pollen normal.
+++ = beaucoup de pollen normal.

La morphologie florale de *ms 32* (fig. 1 et 2) nous semble beaucoup plus stable que celle de *ms 35* (fig. 3 et 4). Il ne nous est pas possible actuellement de faire la part entre la variabilité due au gène de stérilité proprement dit, et celle due à la variété dans laquelle nous avons observé ces gènes de stérilité : *Red Cherry* est une variété à très petits fruits, dont les fleurs régulières ont un style fin. *Pearson VF 6* est une variété à gros fruits multiloculaires, l'épaisseur du style et l'allure générale de la fleur sont variables selon les conditions de milieu.

Les résultats du test d'allélisme que nous avons réalisé entre *ms 32* et *ms 35* sont les suivants :

	Nombre de plantes		
	ms$^+$	*ms*	Total
F_1 (*Red Cherry ms 32/ms 32* × *Pearson VF 6 ms 35*/+ plante *a*)....	59	0	59
F_1 (*Pearson VF 6 ms 35/ms 35* × *Red Cherry ms 32*/+ plante *b*)...	52	0	52
Descendance autofécondée de *Pearson VF 6 ms 35*/+ (plante *a*)...	23	7	30
Descendance autofécondée de *Red Cherry ms 32*/+ (plante *b*).....	20	10	30

Les phénotypes de *ms 32/ms 32* et de *ms 35/ms 35* ne sont donc pas dus au même facteur génétique.

RÉACTION DE *ms 35* (PEARSON VF 6) A LA GIBBERELLINE

Quelques auteurs ont réalisé des essais d'application de gibbérelline sur des mutants de stérilité mâle de la Tomate. PREND (1962) a obtenu une élongation importante du style mais aucune restauration de la fertilité chez *Early Pak ms 23*, par pulvérisation de gibbérelline à 250 p.p.m. sur l'ensemble de la plante. Par contre, PHATAK et WITTWER (1965) ont obtenu sur des boutures de plantes *stamenless* [*sl*] des fleurs avec des anthères contenant du pollen, après apport de gibbérelline à différentes concentrations au niveau des racines.

Méthodes

Deux essais ont été réalisés en serre avec *Pearson VF 6 ms 35*.

Premier essai :

Le semis a été réalisé le 13-12-66. L'essai comprenait 3 traitements :

T_0 = témoin non traité
T_1 = 100 γ par plante
T_2 = 300 γ par plante

On a effectué une seule application de gibbérelline au cœur de la plante avec une micropipette étalonnée, après la floraison du premier bouquet, le 28-2-67. L'essai comprenait 4 répétitions d'une

FIG. 1. — *ms 32 (Red Cherry)*
1 fleur *ms*/+ (à gauche)
1 fleur *ms*/*ms* (à droite)
(fleurs provenant de plantes cultivées en serre)

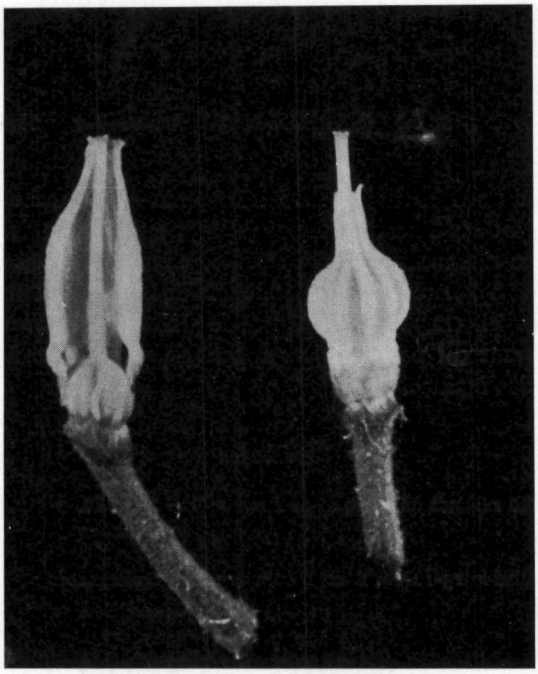


FIG. 2. — *ms 32 (Red Cherry)*
1 fleur *ms*/+ (à gauche ; une partie des étamines ont été enlevées)
1 fleur *ms*/*ms* (à droite) (fleurs provenant de plantes cultivées au champ).

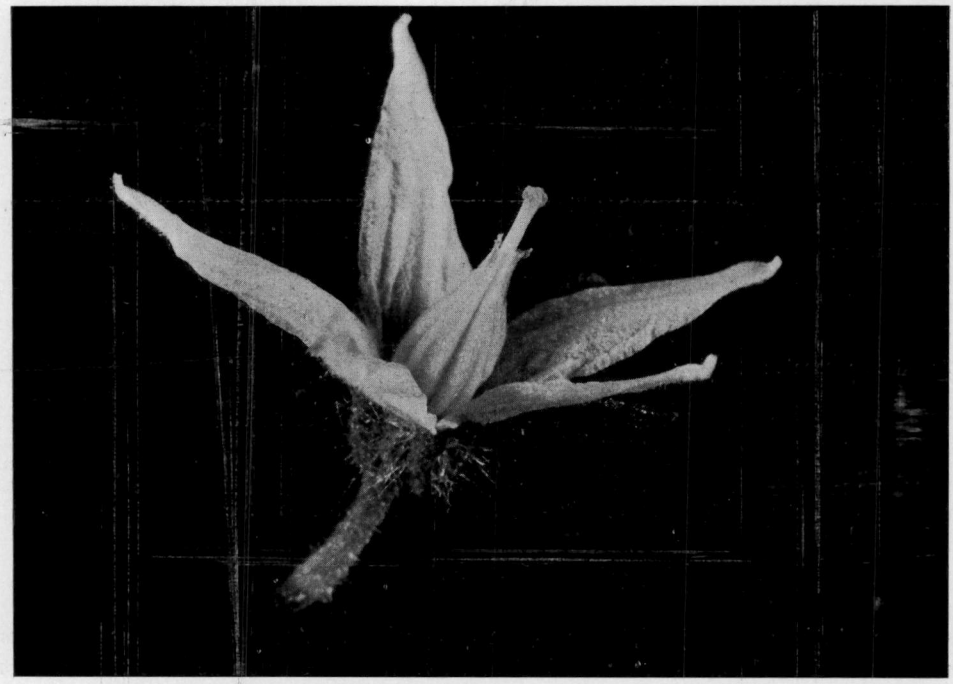


FIG. 3. — *ms 35* (*Pearson VF 6*)
1 fleur *ms*/*ms* (fleur provenant d'une plante cultivée en serre)

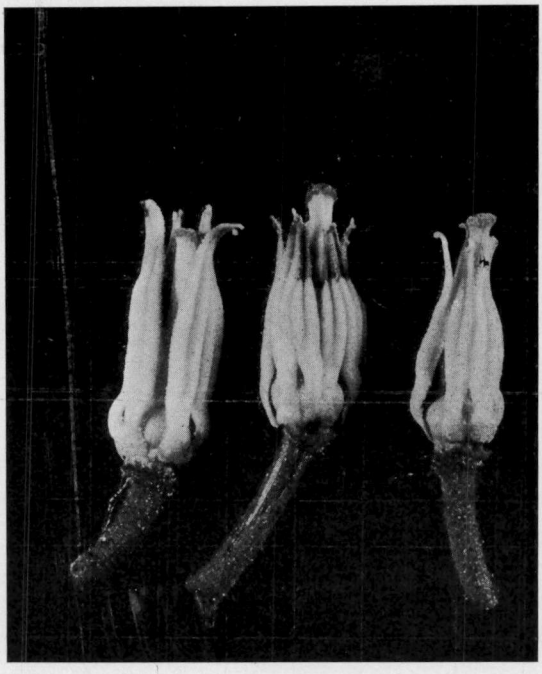


FIG. 4. — *ms 35* (*Pearson VF 6*)
1 fleur *ms*/+ (à gauche)
2 fleurs *ms*/*ms* (au centre et à droite)
(fleurs provenant de plantes cultivées au champ).

plante [*ms 35*] par traitement. Au cours des quelques semaines qui ont suivi le traitement, on a observé régulièrement les fleurs pour voir si une ou plusieurs étamines contenant du pollen n'apparaissaient pas.

Deuxième essai :

On a fait 3 applications de gibbérelline (les 18-5, 2-6 et 9-6-67) avec une micropipette étalonnée, au cœur de plantes issues par bouturage de plantes à phénotype connu. Les traitements étaient les suivants :

T_0 = témoin non traité
T_1 = 3 fois 300 γ par plante
T_2 = 3 fois 600 γ par plante

L'essai comprenait :

— 4 répétitions de 1 plante [*ms 35*] pour les traitements T_0, T_1 et T_2,
— 4 répétitions de 1 plante [*ms 35*$^+$] pour les traitements T_0 et T_2, et
2 répétitions de 1 plante [*ms 35*$^+$] pour le traitement T_1.

A plusieurs reprises (du 31-5 au 25-6-67), les fleurs des plantes [*ms 35*] ont été observées afin de déceler la présence éventuelle de pollen dans leurs étamines. Par ailleurs, on a effectué des mesures de longueur de l'ensemble style + ovaire (S) et des étamines (E) chez les plantes [*ms 35*] et [*ms 35*$^+$]

Résultats

On n'a jamais observé, pour aucun des traitements des deux essais, de fleurs renfermant du pollen chez *Pearson VF 6 ms 35*. La restauration de la fertilité aurait eu l'avantage de permettre l'entretien de la lignée mâle-stérile par traitement à la gibbérelline et autofécondation plutôt que de recourir au backcross (*ms*/*ms* × *ms*/+) qui donne des plantes dont la moitié sera à éliminer au moment de la floraison du premier bouquet. En contrepartie une réponse positive à la gibbérelline aurait pu traduire une sensibilité dangereuse de [*ms 35*] aux conditions d'environnement.

TABLEAU 2

Essai gibbérelline sur Pearson VF *6* ms 35
Mesures des longueurs du style et des étamines à différentes dates

Génotype	Traitements	Nbre total fleurs mesurées	S = longueur style + ovaire (mm)					E = longueur étamines (mm)				
			31-5	7 et 9-6	22-6	4-7	p.p.d.s 0,05	31-5	7 et 9-6	22-6	4-7	p.p.d.s 0,05
ms/*ms*	T_0	161	9,92	9,08	8,86	8,60	0,44	7,91	7,56	6,84	6,63	0,54
	T_1	152	9,76	9,27	9,09	9,26		8,07	7,50	7,39	7,30	
	T_2	189	10,93	9,63	9,32	9,03		9,11	8,75	7,98	7,12	
	p.p.d.s 0,05		NS	NS	NS	NS		NS	0,81	0,68	0,38	
ms/+	T_0	104	10,81	10,06	9,60	10,20	0,51	10,99	10,44	10,38	10,10	0,33
	T_1	41	9,63	9,84	9,85	9,65		9,88	10,13	10,10	9,90	
	T_2	108	10,78	9,72	9,91	9,48		10,96	10,46	10,18	9,53	
	p.p.d.s 0,05 (comparaison T_0 T_2)		NS	NS	NS	NS		NS	NS	NS	NS	

Dans le deuxième essai, on a observé des anomalies dans la morphologie d'un certain nombre de fleurs (ceci est particulièrement net chez les plantes [*ms 35*], avec le traitement T_2) : le style est épais, le stigmate large, les étamines sont parfois déformées, libres à leur extrémité ou même en totalité.

Les mesures de longueur du style et des étamines du deuxième essai sont rassemblées dans le tableau 2.

— Chez les plantes [*ms 35*] traitées, le style est légèrement plus long que chez les témoins non traités (différences non significatives). Par contre, les plantes [*ms 35*] traitées montrent une élongation significative des étamines à partir du 7-6, soit environ 3 semaines après la première application de gibbérelline. Il en résulte que, si le style dépasse encore le cône des étamines, il le dépasse de façon beaucoup moins nette que chez les témoins non traités, et que la proportion de fleurs où le style est inférieur ou égal aux étamines est plus élevée.

Traitements	Nombre de fleurs [*ms 35*] mesurées	Pourcentage de fleurs		
		S > E	S = E	S < E
T_0	161	96,9	3,1	0,0
T_1	152	98,0	2,0	0,0
T_2	189	89,4	4,8	5,8

— Chez les plantes [*ms 35*$^+$], aucun traitement n'a provoqué d'élongation du style ni des étamines.

— Notons enfin que, dans le cas des plantes témoins non traitées, si les étamines d'une fleur [*ms 35*] ont en moyenne 3,12 mm de moins que celles d'une fleur [*ms 35*$^+$] le style est plus court de 1,04 mm (l'analyse de variance donne une probabilité $P < 0,01$) :

	Longueur du style S (mm)	Longueur des étamines E (mm)	Différence S — E
[*ms 35*$^+$].....	10,15	10,50	— 0,35
[*ms 35*].....	9,11	7,38	+ 1,73

COMPARAISON DU RENDEMENT EN SEMENCES HYBRIDES DE :
1. RED CHERRY [*ms 32*] ET RED CHERRY [*ms 32*$^+$]
2. PEARSON VF 6 [*ms 35*] ET PEARSON VF 6 [*ms 35*$^+$]

Plusieurs auteurs ont comparé la production de graines — en termes de pourcentage de nouaison et de nombre de graines par fruit — chez des plantes mâles-stériles et des plantes fertiles de la même variété. HAFEN et STEVENSON (1956 *a*)

obtiennent de meilleurs résultats avec *Garden State sl 2* qu'avec *Garden State sl 2+*. LAPUSHNER et FRANKEL (1967) obtiennent de meilleurs résultats avec *Pearson ms 2* qu'avec *Pearson ms 2+*. Nous avons comparé d'un point de vue pratique le rendement en semences hybrides des plantes mâle-stériles et des plantes fertiles correspondantes, pour les deux gènes *ms 32* (*Red Cherry*) et *ms 35* (*Pearson VF 6*). Ceci a été fait sous forme de deux essais séparés.

Méthodes

— Le semis a été effectué le 9-8-67, le repiquage le 22-8-67.

La plantation a eu lieu en serre, après la floraison du premier bouquet, de façon à reconnaître le phénotype des plantes [*ms*] et [*ms*+], le 22-9 pour l'essai avec *Red Cherry*, le 27-9 pour l'essai avec *Pearson VF 6*.

— Chaque essai comprenait 4 traitements :

Parent femelle	Nombre de pollinisations (P)	Réalisation du traitement
[*ms*]	*1 P*	Pas de castration 1 P quand la fleur est bien épanouie
[*ms*]	*2 P*	Pas de castration 1° P quand la fleur est bien épanouie 2° P 2 à 3 jours après la 1° P (la 2° P n'a pas toujours pu être effectuée dans le cas de *ms 32*, la fleur étant fanée 2 à 3 jours après la 1° P)
[*ms*+]	*1 P*	Castration 1 P le jour de la castration
[*ms*+]	*2 P*	Castration 1° P le jour de la castration 2° P 2 à 3 jours après la 1° P.

Chaque essai comprenait 6 répétitions de 1 plante pour chacun des 4 traitements.

— Les hybridations ont été réalisées sur 5 bouquets par plante, avec au maximum 8 fleurs par bouquet. Le parent mâle utilisé était *Apédice* (lignée précoce riche en pollen, de bonne aptitude à la combinaison). Les données suivantes ont été recueillies :

nombre de fruits développés et pourcentage de nouaison,
poids des fruits récoltés,
poids des graines extraites,
nombre de graines au gramme.

Résultats

Les résultats sont reportés dans le tableau 3.

— Le traitement [*ms*+] *1P* donne des résultats significativement inférieurs à ceux des 3 autres traitements. Ceci peut s'expliquer de la manière suivante : dans le cas de plantes femelles [*ms*+], on castre avant l'épanouissement des étamines, à un moment où le stigmate n'est pas au stade de réceptivité optimum (le stade auquel nous avons effectué la castration dans ces essais étaient légèrement plus précoce que

TABLEAU 3

Rendements en semences hybrides

	Traitements				p.p.d.s 0,05
	[*ms*] *1 P*	[*ms*] *2 P*	[*ms*$^+$] *1 P*	[*ms*$^+$] *2 P*	
Essai avec Red Cherry					
Nombre de plantes	4	6	6	6	
Nombre de fleurs pollinisées	118	189	165	137	
Pourcentage de nouaison	100	100	84	98	
Poids moyen des fruits (g)	19,0	19,8	14,6	18,9	3,5
Poids de graines (mg) par fruit	260	259	88	186	21
Nombre de graines par fruit	138	129	37	86	14
Essai avec Pearson VF 11					
Nombre de plantes	6	6	6	6	
Nombre de fleurs pollinisées	136	133	106	131	
Pourcentage de nouaison	68	63	63	57	
Poids moyen des fruits (g)	103	103	88	96	NS
Poids de graines (mg) par fruit	530	557	211	445	112
Nombre de graines par fruit	195	215	54	141	44

celui adopté dans la pratique). Dans ces conditions la deuxième pollinisation améliore nettement le rendement en graines des fruits.

— Les résultats de [*ms*] *1P* et [*ms*] *2P* sont extrêmement voisins. Avec les plantes [*ms*], la première pollinisation est faite au stade d'épanouissement optimum de la fleur, la deuxième pollinisation n'apporte donc rien de plus.

— L'intérêt de l'essai revient à comparer [*ms*$^+$] *2P* et [*ms*] *1P*. Le pourcentage de nouaison et surtout le nombre de graines par fruit sont plus élevés dans le cas de [*ms*] *1P*.

— En conclusion, nous avons obtenu dans nos essais de meilleurs rendements en graines avec des plantes [*ms*] qu'avec des plantes [*ms*$^+$], ceci pour un travail d'hybridation très simplifié (pas de castration, une seule pollinisation).

COMPARAISON D'UN HYBRIDE F_1 *ms 35/ms 35*$^+$ ET D'UN HYBRIDE F_1 *ms 35*$^+$*/ms 35*$^+$

Il convient de s'assurer que l'hybride F_1 *ms/ms*$^+$ est équivalent à l'hybride *ms*$^+$*/ms*$^+$ correspondant.

Des essais de ce type ont été réalisés par divers auteurs avec différents gènes de stérilité mâle. LARSON (1950) a comparé l'aptitude à la combinaison de *Earliana ms 14* et de *Earliana ms 14*$^+$, en combinaison avec 3 variétés. Il n'a pas trouvé de différence significative entre les 2 types de F_1 pour chaque variété, en ce qui concerne les rende-

ments précoces et totaux, et le poids des fruits. HAFEN (1954) compare des hybrides F_1 réalisés avec *Rutgers ms 21* et *Rutgers* fertile, et par ailleurs des F_1 réalisés avec *Garden State sl 2* et *Garden State* fertile. Il observe des différences dans les rendements totaux, et parfois dans les rendements précoces. HAFEN et STEVENSON (1956 *b*) comparent, en combinaison hybride avec plusieurs variétés, l'aptitude à la combinaison des mutants *sl 2, ms 19, ms 20, ms 22* apparus chez *Garden State*, et *ms 21* apparu chez *Rutgers*, à celle de *Garden State* fertile d'une part et de *Rutgers* fertile d'autre part. Les auteurs ne savent s'il faut attribuer les différences observées dans certains cas, aux gènes de stérilité eux-mêmes, ou bien aux différences génétiques plus générales existant entre les différentes lignées de *Garden State* et de *Rutgers* utilisées.

L'observation d'hétérozygotes *ms*/*ms*$^+$ montre que, au niveau de l'aspect morphologique de la fleur, les gènes *ms 32* et *ms 35* sont complètement récessifs. La fertilité mâle est-elle complètement restaurée chez l'hybride F_1 ?

TABLEAU 4

Comparaison des F_1 (Pearson VF 6 ms 35/ms 35 × Apédice)
et (Pearson VF 6 ms 35$^+$/ms 35$^+$ × Apédice)

1) Essai en serre. Semis 3-1-68. Plantation 16-2-68. Taille à 5 bouquets
4 répétitions de 4 plantes par F1.

	Rendements cumulés en kg par plante le						Poids moyen du fruit (g)	Nombre fruits récoltés par plante	Pourcentage de nouaison 5 bouquets
	10-5	17-5	24-5	30-5	5-6	14-6			
F_1 *ms 35*/+	0,53	1,52	2,35	2,91	3,20	3,43	102	33,8	92,6
F_1 +/+ ...	0,50	1,40	2,28	2,77	3,17	3,38	98	34,7	95,9

2) Essai au champ. Semis 28-2-68. Plantation 26-4-68. Taille à 4 bouquets.
4 répétitions de 10 plantes par F_1.

	Rendements cumulés en kg par plante le						Poids moyen du fruit (g)	Nombre fruits récoltés par plante	Pourcentage de nouaison 4 bouquets
	2-7	5-7	12-7	18-7	26-7	5-8			
F_1 *ms 35*/+	0,35	0,58	1,10	1,55	2,25	2,53	113	23,6	86,3
F_1 +/+	0,38	0,60	1,10	1,61	2,30	2,56	110	24,1	85,5

L'analyse de variance n'a pas mis en évidence de différence significative pour aucun des caractères étudiés ($P > 0,05$).

La comparaison a été faite entre :

F_1 *Pearson VF 6 ms 35*/*ms 35* × *Apédice* = (F_1 *ms*/+)
et F_1 *Pearson VF 6 ms 35*$^+$/*ms 35*$^+$ × *Apédice* = (F_1 +/+)

Deux essais ont été réalisés, l'un en serre au printemps, l'autre en champ.

Les résultats concernant les rendements, le poids moyen des fruits, le nombre de fruits récoltés, et la nouaison sont rassemblés dans le tableau 4. Aucune différence significative entre les deux types d'hybrides n'a pu être mise en évidence. De plus, on n'a noté aucune différence dans la végétation, la précocité de floraison, ou l'aspect général des fruits.

RECHERCHE DE GÈNES MARQUEURS LIÉS AUX GÈNES DE STÉRILITÉ MALE *ms 32* ET *ms 35*

Un des problèmes les plus importants posés par l'utilisation de lignées mâle-stériles est celui de l'entretien de ces lignées. Il se fait normalement par backcross (*ms*/*ms* × *ms*/+). Les plantes mâle-stériles destinées à servir de parents femelles lors de la fabrication de graines hybrides ne peuvent être triées qu'au moment de la floraison de leur premier bouquet, ce qui nécessite d'élever jusqu'à ce stade deux fois plus de plantes qu'il n'est nécessaire, et de retarder la plantation. Le travail serait grandement facilité si l'on disposait d'un gène marqueur au stade plantule, lié étroitement au gène de stérilité. Le tri pourrait alors se faire très tôt, seuls seraient à éliminer par la suite les recombinants éventuels. Une telle liaison faciliterait, pour les mêmes raisons, le travail d'introduction du gène de stérilité choisi dans une variété quelconque.

Des croisements ont été réalisés entre *Red Cherry ms 32* et *Pearson VF 6 ms 35*, et une série de marqueurs génétiques, afin de déterminer à quel groupe de linkage appartiennent *ms 32* et *ms 35*, et d'étudier les relations de linkage entre ces gènes de stérilité mâle et les marqueurs au stade plantule situés sur le même chromosome.

Le tableau 5 rassemble nos conclusions après analyse des disjonctions observées en F_2.

Nous avons pu localiser *ms 35* sur le chromosome 2, cependant aucun des marqueurs étudiés jusqu'à présent sur ce chromosome ne montre une liaison suffisamment étroite avec *ms 35* pour être utilisable.

CONCLUSIONS

Les gènes de stérilité mâle *ms 32* et *ms 35* satisfont aux cinq premières conditions qui ont été énoncées dans l'introduction. Les observations ont été faites et les résultats ont été obtenus avec le matériel d'origine dans lequel ces mutants sont apparus, c'est-à-dire dans la variété *Red Cherry* pour *ms 32*, dans la variété *Pearson VF 6* pour *ms 35*. Il reste à étudier si ces mutants gardent les mêmes caractéristiques après

TABLEAU 5

Étude de linkage entre ms 32, ms 35 *et divers marqueurs génétiques*

Chromosome	Gène		*ms 32*	*ms 35*
1	*scf*	scurfy	?	I
2	*s*	compound inflorescence	I	L
	W^OM	Morgan's Wooly	I	L
	aw	without anthocyanin	I	L
	d	dwarf	I	L
3	*sy*	sunny	I	I
	sf	solanifolia	I	I
4	*ful*	fulgens	I	
	e	entire	I	I
5	*mc*	macrocalyx	I	I
	tf	trifoliate	I	I
6	*yv*	yellow virescent	I	I
	c	potato leaf	I	I
8	*l*	lutescent	I	I
	bu	bushy	I	I
	dl	dialytic	I	I
	al	anthocyanin loser	I	I
9	*ah*	Hoffman's anthocyaninless	I	I
10	*u*	uniform ripening		I
	h	hairs absent	I	I
	ag	anthocyanin gainer	I	I
11	*j*	jointless	I	
	hl	hairless	I	I
	a	anthocyaninless	I	I
	f	fasciated fruit	I	
?	*f^D*	fasciated dominant	I	I

I = Indépendance. L = Linkage.

introduction dans d'autres génotypes, et à comparer leur intérêt relatif pour la fabrication d'hybrides après les avoir introduits dans un même parent femelle. En fin, leur utilisation serait facilitée si on trouvait un gène marqueur au stade plantule lié à ces gènes de stérilité.

Reçu pour publication en juillet 1969.

SUMMARY

STUDY OF TWO GENES FOR MALE STERILITY IN THE TOMATO : « ms 32 » AND « ms 35 »

The study of a collection of male stérile tomato mutants has shown the interest of *ms 32* and *ms 35* which possess the following morphological characters : small stamens without pollen, stigma accessible without castration.

Treatment with gibberellin of *ms 35* (*Pearson VF 6*) did not restore fertility in this mutant. The response of the plants [*ms 35*] to gibberellin was expressed in lengthening of the stamens.

Better yields of hybrid seed were obtained with non castrated plants [*ms 32*] or [*ms 35*] than with the corresponding [ms^+] plants castrated before maturation of the stamens.

One hybrid (*ms 35*/$ms\ 35^+$) and the corresponding hybrid ($ms\ 35^+$/$ms\ 35^+$) were compared. There was no difference in earliness, yield or aspect of the fruit.

At present, marker genes affecting seedling characters and closely linked with *ms 32* or *ms 35* are unknown. The *ms 35* gene is localized on chromosome 2.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HAFEN L., 1954. Genetic studies of seven male sterile mutants of tomato and their value in hybrid seed production. *Agriculture*, **14**, 1491.

HAFEN L., STEVENSON E. C., 1956 *a*. The relationship of temperature, method of pollination and male sterility of the time required for producing hybrid tomato seed. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **67**, 355-360.

HAFEN L., STEVENSON E. C., 1956 *b*. The relative combining abilities of normal versus male sterile mutants of tomatoes. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **68**, 429-432.

LAPUSHNER D., FRANKEL R., 1967. Practical aspects and the use of male sterility in the production of hybrid tomato seed. *Euphytica*, **16**, 300-310.

LARSON R. E., 1950. A comparison of combining abilities of a monorecessive male sterile *Earliana* mutant and a normal *Earliana* tomato. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **56**, 358-362.

PHATAK S. C., WITTWER S. H., HONMA S., BUKOVAC M. J., 1966. Gibberellin induced anther and pollen development in a stamenless tomato mutant. *Nature*, **203**, 5023, 635-636.

PREND J., 1962. Effect of gibberellin upon male sterile plants of *ms 23 Early Pak*. *Tomato Genetics Cooperative Rep.*, **12**, 36.

RICK C. M., 1960. New male sterile mutants. *Tomato Genetics Cooperative Rep.*, **10**, 35-37.

RICK C. M., 1962. New male sterile mutants. *Tomato Genetics Cooperative Rep.*, **12**, 39-41.

ADDITIF

Un test d'allélisme réalisé entre *ms 35* (*Pearson VF 6*) et *ms 10* (*San Marzano*), et dont les résultats ont été obtenus après envoi du présent article pour publication, a montré que *ms 35* est allèle de *ms 10* dont la localisation sur le chromosome 2 est connue avec précision.

Ann. Amélior. Plantes, 1969, **19** (4), 459-461.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1969

M. ARNOUX, J. CASTIAUX, G. MATHIEU. — Sur l'amélioration de la productivité en fibres chez le Chanvre (*Cannabis sativa* L.) 405

M. ARNOUX, G. MATHIEU. — Influence du milieu sur le phénotype sexuel de descendances F_1 issues du croisement entre types dioïques et monoïques de Chanvre (*Cannabis sativa* L) 53

M. ARNOUX, G. MATHIEU, J. CASTIAUX. — L'amélioration du chanvre papetier en France. Étude et sélection de la monœcie, production d'hybrides entre formes dioïques et monoïques 363

H. BANNEROT, M. DERIEUX, J. ARNOUX. — Résultats d'un essai de densité de peuplement chez l'Asperge 325

H. BANNEROT, M. DERIEUX, Lucette THÉVENIN, J. ARNOUX. — Résultats d'un essai comparatif de populations d'asperge 289

A. CORNU, M. PAYNOT. — Hérédité et analyse chromatographique de la pigmentation anthocyanique des fleurs et bractées de *Salvia horminum* L.. 5

L. DECOURTYE, B. LANTIN. — Contribution à la connaissance des mutants spurs de pommier ; hérédité du caractère 227

L. DEGRAS, G. DOUSSINAULT. — L'herbe de Guinée ; orientations possibles de la sélection 239

J. DUQUESNE. — Incompatibilité de greffe intraspécifique chez *Prunus armeniaca*. Induction par un facteur transmissible par inoculation 59

J. DUQUESNE. — Étude de la compatibilité de greffe de quelques cultivars de *Prunus armeniaca* KOEHNE sur divers types de *Prunus*. I. — Compatibilité des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* sur divers clônes de *Prunus cerasifera* (EHRH.) et hybrides interspécifiques 419

S. ESSAD, Cvetanka NAJCEVSKA. — Analyse statistique d'un caryotype de *Festuca pratensis* HUDS. 150

C. FOURY. — Étude de la biologie florale de l'Artichaut (*Cynara scolymus* L.). Application à la sélection. II^e^ partie. — Étude des descendances obtenues en fécondation contrôlée 23

M. GILLET. — Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles : *Festuca pratensis* HUDS. I. — Construction de la Touffe 107

M. GILLET, J.-P. GACHET, A. GALLAIS. — Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles : *Festuca pratensis* HUDS. II. — La crise du Tallage 151

C. GRASSELLY. — Étude de la compatibilité de l'amandier (*Prunus amygdalus* L. BATSCH) greffé sur divers pruniers 265

P. Guy, J. Lecomte, C. Écalle. — Utilisation pour la pollinisation de la luzerne en enceintes fermées 333
P. Leclercq. — Une stérilité mâle cytoplasmique chez le tournesol 99
F. Le Cochec. — Les possibilités d'amélioration de la betterave fourragère (*Beta vulgaris* L.) 169
D. Maizonnier. — Quelques aspects de la triploïdie chez le trèfle violet (*T. pratense* L.) 277
J. Nguyen van. — Structures, sensibilités et modalités d'action des caractères d'agressivité 391
Jacqueline Philouze. — Étude de deux gènes de stérilité mâle chez la Tomate : *ms 32* et *ms 35* 443
M. Pollacsek. — Un nouveau type de nanisme chez le Maïs 345
R. Pouget. — Étude méthodologique de la précocité relative de débourrement chez la Vigne 91

Notes techniques

D. Boubals. — Observations sur la non-transmission par graine de deux viroses chez la Vigne (*Vitis vinifera*) 213
G. Pelletier, B. Delise. — Sur la faculté de régénération de plantes entières par culture *in vitro* du pédoncule floral de *Petunia pendula* 353
Chronique des Livres 91, 357

CONTENTS

M. Arnoux, J. Castiaux, G. Mathieu. — On the improvement of productivity in hemp (*Cannabis sativa* L.) 405
M. Arnoux, G. Mathieu. — Environmental effects of the sexual phenotype of the progeny F_1, resulting from crosses between dicœcious and moncœcious hemp varieties (*Cannabis sativa* L.) 53
M. Arnoux, G. Mathieu, J. Castiaux. — The improvement of hemp for paper-making in France 363
H. Bannerot, M. Derieux, J. Arnoux. — Results from a spacing in asparagus 325
H. Bannerot, M. Derieux, Lucette Thévenin, J. Arnoux. — Results of a comparative trial with asparagus populations 289
A. Cornu, M. Paynot. — Heredity and chromatographic analysis of the anthocyanic pigmentation in the flowers and bracts of *Salvia horminum* . 5
L. Decourtye, B. Lantin. — Contribution to the study of spur-type mutants of apple heredity of spur character 227
L. Degras, G. Doussinault. — Guinea grass. Possible orientations of its selection 239
J. Duquesne. — Intraspecific graft incompatibility in *Prunus armeniaca*. Induction by inoculation of a transmissible factor..... 59
J. Duquesne. — Study of the grafting compatibility of some *Prunus armeniaca* (koehne) cultivates on various types of *Prunus*. I. — Compati-

bility of *Canino* and *Rouge du Roussillon* cultivars on different clones of *Prunus cerasifera* (EHRH.) and interspecific hybrids 419
S. ESSAD, Cvetanka NAJCEVSKA. — Statistical analysis of a *Festuca pratensis* HUDS. caryotype 15
C. FOURY. — Study of the floral biology of the artichoke (*Cynara scolymus* L.) with application to selection. 2 nd part — Study of the offspring obtained by controlled fertilization 23
M. GILLET. — Some aspects of the growth and development of the whole graminaceous plant under natural conditions *Festuca pratensis* HUDS. I. — Construction of the tuft 107
M. GILLET, J.-P. GACHET, A. GALLAIS. — On some aspects of the growth and development of the whole graminaceous plant under natural conditions *Festuca pratensis* HUDS. II. — The tillering slump 151
C. GRASSELLY. — Compatibility of almond *Prunus amygdalus* on plum species root-stocks 265
P. GUY, J. LECOMTE, C. ÉCALLE. — Use of insects for pollinating lucerne in closed units 333
P. LECLERCQ. — A case of cytoplasmic male-sterility in the sunflower 99
F. LE COCHEC. — Possibilities of improving forage beet (*Beta vulgaris* L.) ... 169
D. MAIZONNIER. — Some aspects of triploidy in red clover (*Trifolium pratense* L.) 277
J. NGUYEN VAN. — Structures, sensibilities and expressions of agressivity characters 391
Jacqueline PHILOUZE. — Study of two genes for male sterility in the tomato : *ms 32* and *ms 35* 443
M. POLLACSEK. — A new type of dwarfing in Maize 345
R. POUGET. — Methodological study of relative earliness of bud-burst in grape vines 91
Technical notes.
D. BOUBALS. — Observations on the non-transmission through the seed of two viruses of the Vine (*Vitis vinifera*) 213
G. PELLETIER, B. DELISE. — Possibility of regeneration of whole plants thanks to a culture *in vitro* of *Petunia pendula* floral shoots 353
Book reviews 91, 357

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alpha bétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 05, *soit* × 0,25.

Il est rappelé, que le format utile des *Annales* est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. Mayer Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1970	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	125 F	135 F	25 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	75 F	80 F	25 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an.	100 F	110 F	35 F

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 30 F
Étranger sauf R. F. A. : 35 F

— Le numéro : France : 9F
Étranger sauf R. F. A. : 10 F

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

Prix T. T. C.

Recherches d'économie et de sociologie rurales :
N° 1; n° 2 ; le numéro : ..... **11,20 F**
Souscription pour les 4 premiers numéros : ..... **35,00 F**

Recherches vétérinaires :
N° 1; n° 2 ; le numéro : ..... **22,30 F**

Recherches d'hydrobiologie continentale :
Le n° 1: ..... **16,75 F**

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Essai de classification et de nomenclature des virus, par **H. Lapierre et D. Spire.**
110 p., 1969 ..... **35,00 F**

Deuxième Congrès de l'Union phytopathologique méditerranéenne, Avignon-Antibes, 21-27 septembre 1969.
470 p., 1969 ..... **90,00 F**

Colloque sur les manifestations inflammatoires et tumorales chez les Invertébrés, Versailles, 19 décembre 1967.
134 p., 1969 ..... **40,00 F**

Les techniques de mycologie en pathologie végétale, par **F. Rapilly**
107 p., 1968 ..... **15,00 F**

Applications de l'électricité à la biologie et à l'aménagement des pêches continentales, publié sous la direction de **R. Vibert.**
276 p., 1968 ..... **35,00 F**

Les leucoses animales, par **C. Lombard.**
215 p. 1968 ..... **27,90 F**

Fermentations et vinifications. IIe symposium international d'œnologie tenu à Bordeaux-Cognac, les 13-17 juin 1967.
656 p., 2 volumes, 1968 ..... **68,00 F**

Bases et techniques d'une cartographie des sols, par **M. Jamagne.**
124 p. (dont 3 cartes des sols sous pochette annexe), 1967 ..... **45,00 F**

Carte pédologique de la France à l'échelle du millionième et notice explicative, par **J. Dupuis.**
56 p., 1967 ..... **61,50 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot, 7e.

TABLES DES MATIÈRES

M. Arnoux, G. Mathieu, J. Castiaux. — L'amélioration du chanvre papetier en France. Étude et sélection de la monœcie, production d'hybrides entre formes dioïques et monoïques 363

J. Nguyen Van. — Structures, sensibilités et modalités d'action des caractères d'agressivité 391

M. Arnoux, J. Castiaux, G. Mathieu. — Sur l'amélioration de la productivité en fibres chez le chanvre (*Cannabis sativa* L.) 405

J. Duquesne. — Étude de la compatibilité de greffe de quelques cultivars de *Prunus armeniaca* koehne sur divers types de *Prunus*. I. — Compatibilité des cultivars *Canino* et *Rouge du Roussillon* sur divers clones de *Prunus cerasifera* (ehrh.) et hybrides interspécifiques 419

Jacqueline Philouze. — Étude de deux gènes de stérilité mâle chez la Tomate : *ms 32* et *ms 35* 443

CONTENTS

M. Arnoux, G. Mathieu, J. Castiaux. — The improvement of hemp for paper-making in France 363

J. Nguyen Van. — Structures, sensibilities and expressions of aggressivity characters 391

M. Arnoux, J. Castiaux, G. Mathieu. — On the improvement of productivity in hemp (*Cannabis sativa* L.) 405

J. Duquesne. — Study of the grafting compatibility of some *Prunus armeniaca* (koehne) cultivars on various types of *Prunus*. I. — Compatibility of *Canino* and *Rouge du Roussillon* cultivars on different clones of *Prunus cerasifera* (ehrh.) and interspecific hybrids 419

Jacqueline Philouze. — Study of two genes for male sterility in the tomato : *ms 32* and *ms 35* 443

I. N. 9. 036 014. 5